VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

П. Д. Венгеров

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ *и* КОРРЕЛЯЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ПТИЦ



П. Д. ВЕНГЕРОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ И КОРРЕЛЯЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ПТИЦ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
ВОРОНЕЖСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
2001

УДК 598.2/.9

Издание выпущено при финансовой поддержке Воронежского биосферного заповедника Министерства природных ресурсов России

Венгеров П. Д.

Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. — Воронеж: Издательство Воронежского государственного университета, 2001. — 248 с.

ISBN 5-7455-1181-8

В книге анализируются изменчивость и корреляции морфологических структур птиц. Рассматриваются принципы организации корреляционных плеяд экстерьерных признаков у воробьинообразных и роль параметров экологической ниши в межвидовых различиях по уровню и структуре корреляций. Показана ведущая роль стабилизирующего отбора в формировании половых, возрастных и биотопических различий по уровню корреляций признаков. На основе многолетнего сравнительного изучения популяций птиц из естественных и антропогенных местообитаний описываются основные направления изменений морфологических структур в нарушенной среде. Подробно анализируется внутрииндивидуальная изменчивость признаков. Приводятся рекомендации по использованию морфологических показателей птиц в биомониторинге.

Для популяционных экоморфологов, орнитологов, экологов, специалистов в области охраны природы.

Табл. 32. Ил. 37. Библиогр.: 434 назв.

Научный редактор — д-р биол. наук, чл.-кор. РАН *В. М. Захаров*

Рецензенты:
д-р биол. наук, проф. *В. М. Константинов*,
д-р биол. наук *Н. С. Ростова*

ISBN 5-7455-1181-8

© Венгеров П. Д., 2001
© Издательство Воронежского государственного университета, 2001

ВВЕДЕНИЕ

Популяционная биология — одно из главнейших направлений развития современной биологии, определяемое ролью популяции как элементарной эволюционной единицы. Изменчивость морфологических структур служит предметом изучения при фенетическом и онтогенетическом подходах к исследованию природных популяций животных (Яблоков, 1976, 1980, 1982, 1987; Яблоков, Ларина, 1985; Захаров, 1982, 1987). При этом выявляют фенотипическую структуру популяций, ее динамику во времени; морфологические особенности популяций, связанные с биотопической и географической изменчивостью; различия популяций и внутрипопуляционных групп по уровню изменчивости признаков; стабильность индивидуального развития и другие характеристики.

Перспективным методом изучения морфологической изменчивости служит корреляционный анализ, находящий все большее применение в популяционной биологии (Ростова, 1991). Полагают, что уровень и структура корреляций признаков служат не менее ценной характеристикой популяции и вида, чем их морфотипический облик (Животовский, 1984). С появлением метода корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1959, 1960) и внедрением в биологию методов факторного анализа количественные исследования корреляций получили широкое распространение в зоологии и ботанике, что позволило вскрыть ряд важных общебиологических закономерностей (Шмидт, 1979).

Многочисленные исследования по популяционной морфологии, фенетике, популяционной феногенетике убедительно продемонстрировали ценность названных подходов и методов для решения экологических проблем, познания процессов микроэволюции, индивидуального развития, вскрыли возможности их практического использования в селекции животных и биологическом мониторинге. Изучение систем коррелирующих признаков является основой решения проблемы целостности организма в индивидуальном и историческом развитии, впервые в наи-

более четкой форме поставленной И. И. Шмальгаузеном (1982). Ее актуальность с течением времени не только не снизилась, но и приобрела роль кардинальной проблемы в развитии современной эволюционной морфологии, имеющей тесную связь с экологией (Соколов, Воробьева, 1982).

Однако многочисленные публикации по обсуждаемым направлениям редко касаются орнитологии. Работы с использованием некоторых методов, например, корреляционного анализа, здесь единичны. На существующее положение повлияло множество причин, главными из которых, видимо, являются следующие: необходимость прижизненных измерений для анализа большинства количественных признаков, поскольку их невозможно измерить на тушках птиц, к тому же умерщвление объектов часто недопустимо; трудность анализа многих качественных признаков окраски оперения в связи с их сильной половозрастной изменчивостью; высокая территориальная подвижность птиц и трудность их массового отлова в период размножения. Большинства из перечисленных трудностей лишен оологический материал, поэтому изменчивость яиц изучена более полно. Однако одних только признаков яйца совершенно недостаточно для всестороннего анализа, поскольку они не могут отражать многообразия морфологических адаптаций. Ограниченное число используемых признаков не позволяет вскрыть закономерности морфологической изменчивости птиц.

В связи с изложенным возникла необходимость более широкого использования указанных подходов и методов в исследованиях природных популяций птиц и обобщения имеющихся разрозненных сведений по птицам в рамках рассматриваемых направлений популяционной биологии.

Основная цель настоящей работы — выявление экологических закономерностей изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. Отсюда круг возникших перед нами задач может быть очерчен следующим образом: выяснение возможностей экологического подхода к изучению изменчивости и корреляции морфологических признаков растений и животных; анализ изменчивости и корреляции экстерьерных признаков птиц; анализ изменчивости и корреляции ооморфологических признаков птиц; выявление адаптивного значения изменчивости и корреляции признаков и действия на них эволюционных факторов; вы-

яснение возможностей использования морфологических показателей птиц в биомониторинге.

Полнота решения обозначенных задач оказалась неравномерной, что определялось разным объемом фактического материала и литературных сведений. По этой же причине не все высказанные в книге предположения и гипотезы выглядят достаточно обоснованными, однако мы сочли возможным их опубликовать в надежде привлечь внимание орнитологов к данному направлению изучения птиц.

Автор выражает глубокую признательность коллегам и друзьям, способствовавшим выполнению данной работы: Н. С. Ростовой и В. М. Константинову за поддержку выбранного направления, обсуждение материалов, критические замечания; В. М. Захарову, который постоянно уделял внимание работе в течение многих лет и давал ценные советы и консультации. Важными для автора были обсуждения результатов исследований с А. С. Барановым, М. В. Миной, В. Т. Бутьевым, А. В. Валецким, В. В. Иваницким, В. Г. Бабенко, сделавших ряд ценных замечаний. На отдельных этапах работы автор выполнял совместные исследования с Ю. П. Лихацким, А. Д. Нумеровым, С. М. Климовым, которым выражает искреннюю благодарность за участие и предоставление некоторых материалов.

Особую благодарность автор выражает своей жене О. И. Венгеровой за постоянную поддержку и терпение.

ГЛАВА 1
КОРРЕЛЯЦИИ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КАК ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

1.1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КОРРЕЛЯЦИЙ

Корреляция в биометрии означает взаимосвязь переменных величин, имеющую статистический характер. В биологии под корреляцией понимают "взаимосвязь разных признаков в целостном организме" (Биологический энциклопедический словарь, 1989, с. 284). Прежде чем приступить к рассмотрению исторического аспекта темы, необходимо четко разграничить два биологических уровня взаимозависимостей частей организма. Первый из них — онтогенетический, на котором взаимозависимости проявляют себя в процессе индивидуального формообразования; они получили название корреляций. Второй уровень — филогенетический, здесь взаимозависимости обнаруживаются в процессе эволюционного преобразования частей организма; они получили название координаций (Шмальгаузен, 1982). Предметом изучения в настоящей работе являются корреляции, поэтому им и уделяется основное внимание в данном параграфе.

Исторический обзор формирования как наиболее общих, так и частных представлений о взаимозависимости частей организма сделан в работах И. И. Шмальгаузена (1969, 1982), В. А. Попова (1973) и В. М. Шмидта (1979, 1985). Как и по множеству других научных воззрений, приоритет первых наблюдений и суждений по рассматриваемому явлению принадлежит античным ученым, а именно Гиппократу и Аристотелю. Много позже, лишь в начале XIX в., сходные взгляды, но уже оформленные в виде научных принципов и законов были высказаны Ж. Сент-Илером и Ж. Кювье. Принципы Ж. Кювье имели основополагающее значение для всего последующего развития представлений о целостности организма. Суть первого принципа заключается в том, что различные части организма должны быть координированы не только по отношению к самим себе, но и по отношению к условиям существования. Тем самым подчеркивается наличие четкого соответствия между устройством живых организмов и средой их обитания. Второй принцип говорит о том, что

все части организма образуют единую взаимозависимую систему, внутри которой характер связей таков, что изменение одной части неизбежно приводит к изменениям во всех других частях. Этим подчеркивается целостность организма не только в статическом состоянии функционирования, но и при его изменениях. Как указывает И. И. Шмальгаузен (1969), названные принципы не потеряли своей значимости и в настоящее время. Действительно, после Ж. Кювье мы наблюдаем только конкретизацию двух принципов, выяснение биологических механизмов корреляций внутри организмов и по отношению к внешней среде, определение их роли в процессах индивидуального и исторического развития, выяснение механизмов возникновения корреляций.

Естественно, что наличие корреляций между признаками организма не было оставлено без внимания и Ч. Дарвином. В различных главах "Происхождения видов..." и других трудах обращается внимание на существование корреляционных изменений в процессе роста и развития, приводятся разнообразные примеры. Давая им толкование, Ч. Дарвин (1986, с. 102) отмечал множественность возможных причин, обусловливающих корреляции: "Я разумею под этим выражением тот факт, что вся организация во время роста и развития находится в такой тесной взаимной связи, что, когда слабые изменения проявляются в какой-нибудь одной части и накапливаются естественным отбором, другие части также претерпевают изменения. Это крайне важный вопрос, еще неясно понимаемый, и без сомнения, целые категории совершенно различных фактов могут быть здесь смешаны". Указывая на важность корреляционных изменений, Ч. Дарвин (1941, с. 497—498) говорил об их таинственности, причины явления тогда были совершенно неясны: "Редко можно сказать, какая из двух частей, связанных соотношением, изменяется первой и вызывает изменение другой, или же является ли изменение обеих следствием какой-то общей причины".

Качественно новый этап в развитии представлений о корреляциях и целостности организма произошел в связи с выходом в свет работы И. И. Шмальгаузена "Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии" (первое издание 1938 г., второе — 1942 г., третье — 1982 г.). Опираясь на последние достижения эмбриологии, генетики и других биологических дисциплин, а также на достижения в этой области своего учителя

академика А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузен возвел проблему целостности организма в ранг стройной теории. В работе четко выделяется два подхода к пониманию целостности: во-первых, целостность как понятие, относящееся к физиологии (функциональная целостность), и понятие, относящееся к анатомии (структурная целостность); во-вторых, это целостность, проявляющаяся в процессе индивидуального и исторического развития. Именно второму аспекту проблемы целостности И. И. Шмальгаузен уделяет внимание. Им впервые четко показано, что происходящая в процессе индивидуального и исторического развития дифференциация организмов неразрывно сопровождается их интеграцией. Последнее как раз и обеспечивается сложной системой корреляций. Сами корреляции не являются чем-то незыблемым, привнесенным извне, они возникают и развиваются в процессе эволюции.

Широкое исследование корреляций признаков растений и животных стало возможным только после разработки соответствующего математического аппарата. В. А. Попов (1973) в связи с этим совершенно обоснованно выделил три периода в исследовании биологических корреляций: первый — доматематический, второй — биометрический и третий — плеядный, или факторный. Проблеме математического описания биологических корреляций посвятило свои исследования не одно поколение ученых. В. М. Шмидт (1985) называет здесь следующие имена: О. Бравэ, К. Пирсон, Ф. Гальтон, Ф. Уэлдон, Дж. Юл, М. Кендэл, К. Спирмен, Л. Закс, А. А. Чупров, Б. С. Ястремский, Е. С. Слуцкий, В. И. Романовский, Я. И. Лукомский, С. Н. Бернштейн и др. Интерес специалистов к изучению корреляционной структуры организмов возрос после того, как Е. С. Смирнов (1923, 1924) и П. В. Терентьев (1931, 1959, 1960), независимо друг от друга, установили, что признаки организмов связаны между собой не случайным образом, а образуют строго упорядоченные комплексы. Внутри комплексов связи признаков усилены, а между признаками разных комплексов они ослабевают или отсутствуют. Эти комплексы коррелирующих признаков организма П. В. Терентьев назвал корреляционными плеядами, а метод изучения биологических объектов на основе анализа корреляционных матриц — методом корреляционных плеяд. Одновременно сходные взгляды развивал американский палеонтолог Э. Олсон (Olson, Miller, 1958).

Зародившись в нашей стране, метод корреляционных плеяд получил дальнейшее развитие преимущественно в трудах отечественных биологов, зарубежные исследователи данному направлению уделяют мало внимания (Егоров, 1979). Совершенствование метода нашло отражение в работах Л. К. Выханду (1964) и С. Р. Вельдре (1964), оптимизировавших способы выделения плеяд, В. М. Шмидта (1964), разработавшего коэффициент дивергенции корреляций, Н. С. Ростовой (1985), предложившей методику сравнительного анализа корреляционных матриц.

Корреляционный анализ, и прежде всего метод корреляционных плеяд, в той или иной мере использовался при изучении различных систематических групп царства животных: инфузорий, ракообразных, паукообразных, насекомых, костных рыб, земноводных, рептилий и млекопитающих (Смирнов, 1923; Алпатов, Тюнин, 1925; Терентьев, 1959; Россолимо, 1962; Вельдре, 1964; Канеп, 1968, 1970; Бурковский, 1973; Попов, 1973; Терентьев, 1975; Паавер, 1976; Россолимо, Павлинов, 1976; Рыбцов и др., 1976; Егоров, 1979; Рыбцов, 1979; Межжерин и др., 1983; Прушинская и др., 1984; Черепанов, 1986; Салманов, 1988; Межжерин и др., 1991; Ростова, 1991; Окулова и др., 1995; Cabon-Raczynska, 1964 и др.). Применялся данный метод и в орнитологии, что подробно будет рассмотрено ниже. В соответствии с систематической принадлежностью сопряженная изменчивость изучалась на примере весьма разнообразных признаков: экстерьерные характеристики, краниометрические признаки, индексы внутренних органов, окраска и др. Выбор признаков зависел от целей исследования и сложившейся традиции в соответствующих разделах зоологии.

Результатом этих работ явилось установление ряда тенденций и закономерностей во внутри- и межвидовой изменчивости уровня и структуры корреляций. Прежде всего следует отметить обнаружение возрастных и половых различий. Так, у растущих молодых особей некоторых видов млекопитающих корреляции экстерьерных и краниометрических признаков существенно выше, чем в группах взрослых животных (Паавер, 1976; Прушинская и др., 1984; Ростова, 1991). Вместе с тем у молодых животных плеяды в некоторых комплексах признаков не выделяются или они характеризуются упрощенной структурой (Межжерин и др., 1983; Cabon-Raczynska, 1964). В половой изменчивости про-

сматривается тенденция большей интегрированности морфологических структур у самцов (Вельдре, 1964; Рыбцов и др., 1976).

У мелких видов насекомоядных и грызунов, отличающихся быстрой сменой генераций, описаны сезонные изменения корреляционных плеяд, связанные с динамикой возрастного состава популяции и особенностями роста (Межжерин и др., 1983; Межжерин и др., 1991). Изменения плеяд приобретают циклический характер, наиболее сложная структура корреляций формируется ежегодно в разгар репродуктивного периода.

У млекопитающих выявлены и межпопуляционные различия в корреляциях признаков. Географическая изменчивость корреляций у некоторых видов слабая, у других же она выражена достаточно сильно. Большей изменчивости подвержены межплеядные, т.е. слабые связи, а сильные корреляции обладают устойчивостью на протяжении ареала. Степень географической изменчивости коэффициентов корреляции выше у тех признаков, которые имеют слабую географическую изменчивость абсолютных значений признаков. Четкой связи между пространственной удаленностью популяций и величиной различий по корреляциям не наблюдается. Напротив, близко расположенные популяции иногда сильнее различаются, чем отдаленные (Россолимо, Павлинов, 1976; Россолимо, 1985).

Соотношения внутривидовых и межвидовых различий в пределах отдельных таксонов четко не установлены. Нередко близкие по уровню корреляций признаков виды различаются больше, чем внутривидовые пространственные группировки этих же видов, и степень межвидовых различий увеличивается по мере удаления родства (Канеп, 1968, 1970). В то же время известны случаи, когда популяции одного вида сильнее различались по корреляциям признаков, чем разные виды (Россолимо, Павлинов, 1976).

Сила связей между морфологическими признаками в одной и той же популяции может существенно изменяться в зависимости от условий существования. Для многих растений показано, что в неблагоприятных условиях степень корреляционных зависимостей увеличивается (Ростова, 1991). Сходные явления на внутри- и межвидовом уровнях обнаружены и у животных. Е. С. Смирнов (1923) выращивал потомство одной самки обыкновенной синей мясной мухи (*Calliphora erythrocephala*) при неограниченном питании и его дефиците. В первом случае развились

особи нормальных размеров, во втором — карликовые. Корреляция признаков жилкования крыла у представителей второй группы особей (голодающих) оказалась несколько выше, чем в первой группе. Корреляции морфологических признаков изменяются и при выращивании диких животных в звероводческих хозяйствах и рыборазводных предприятиях. У клеточных американских норок (*Mustela vison*) уровень корреляций снизился (Егоров, 1979), а у атлантического лосося (*Salmo salar*) — увеличился (Салманов, 1988), в соответствии с состоянием условий содержания.

Поскольку онтогенетические корреляции претерпевают изменения в процессе эволюции организмов, а процесс этот обусловлен взаимодействием генетических и экологических факторов, логично предполагать наличие изменчивости корреляций в связи с экологическими характеристиками видов. Как и на внутривидовом уровне, данная изменчивость может проявляться в двух основных аспектах — изменение силы связей и изменение их структуры. В последнюю входят такие свойства, как наличие корреляционных плеяд и их состав.

Первая публикация по названной проблеме принадлежит Р. Л. Берг (1959), которая сравнивала корреляционную структуру морфологических признаков наружных и внутренних частей цветка у 19 видов растений, различающихся типом переноса пыльцы. Анализ показал, что корреляционными плеядами обладают те виды, которые связаны со специфическими переносчиками пыльцы (различные виды насекомых). Растения, у которых перенос пыльцы осуществляется многими опылителями или опыляющиеся с помощью ветра, а также самоопылители, корреляционных плеяд не имеют. У них все признаки собраны в одну большую плеяду с высокими положительными связями. Следовательно, фактором отбора, формирующим строгие соотношения размеров цветка в виде плеяды, которые независимы от других частей растения, являются видоспецифические насекомые-опылители. Аналогичная разница наблюдается в составе плеяд у растений, различающихся способом расселения семян (Берг, 1964). У растений, расселяющихся осыпанием, размеры семян коррелируют с другими частями растений и самостоятельных плеяд не образуют. Напротив, у зоо- и анемохоров размеры семян формируют собственные корреляционные плеяды. Позже подобные закономерности были продемонстрированы на 2 видах льнянок и 12 видах вероник (Колосова, 1971, 1973), где также наблюдается

зависимость наличия корреляционных плеяд от специфики экологии опыления.

Сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*), обитающий в весьма суровых и изменчивых условиях, характеризуется высокими и стабильными в географическом отношении корреляциями краниометрических признаков. Красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) обитает в однородных и благоприятных условиях, корреляции этих же признаков у данного вида ниже, и они сильно изменчивы (Россолимо, Павлинов, 1976). У русской выхухоли (*Desmana moschata*) корреляция признаков черепа в целом ниже, чем у других млекопитающих. Предполагается, что это обусловлено тем, что она имеет специфическую экологическую нишу и потому избегает конкурентов (Окулова и др., 1995). Сходные суждения высказываются в отношении крота (*Talpa europaea*) и лесной мышовки (*Sicista betulina*).

1.2. КЛАССИФИКАЦИЯ КОРРЕЛЯЦИЙ

В настоящее время существует несколько классификаций явлений биологических корреляций (Синнот, 1963; Берг, 1964; Шмальгаузен, 1969, 1982; Шмидт, 1981). Классификация Э. Синнота разработана применительно к растениям, Р. Л. Берг рассматривает только корреляционные плеяды.

Как известно, в основу классификации любых объектов и явлений кладется, как правило, один главенствующий критерий. В качестве такого критерия И. И. Шмальгаузеном взяты факторы онтогенеза, обусловливающие проявление взаимозависимостей. В результате были выделены три типа корреляций: геномные, морфогенетические и эргонтические. Характеристика названных типов онтогенетических корреляций приводится в любом отечественном учебнике по эволюционному учению, что избавляет нас от необходимости их подробного описания. Отметим лишь главные черты типов корреляций с учетом современных данных по этому вопросу.

Геномные корреляции основываются на различных специфических свойствах генов, связанных с их множественным влиянием на отдельные признаки и положением в хромосомах. В первом случае мы имеем дело с явлением плейотропии, т.е. способностью отдельных генов влиять на развитие более чем одного признака; видимым эффектом такого множественного действия гена и являются корреляции. Во втором случае корреляции обус-

ловлены явлением сцепления генов, т.е. локализацией их в одной хромосоме. Такие корреляции менее устойчивы, чем плейотропные, поскольку они подвержены различным нарушениям при мейозе. Л. А. Животовский (1984) показал, что гены, локализованные в разных хромосомах, также могут создавать устойчивые комбинации, которые определяют корреляции признаков на фенотипическом уровне. Межлокусные корреляции между частотами как сцепленных, так и несцепленных генов получили название гаметических. Таким образом, геномные корреляции подразделяются на два вида — плейотропные и гаметические, их фенотипическое проявление одинаково, однако плейотропные корреляции более устойчивы.

Морфогенетические корреляции отражают зависимости между морфогенетическими процессами, для успешной реализации которых часто необходим непосредственный контакт формирующихся органов и частей тела. При контакте происходит передача специфических веществ или клеточного материала от одного зачатка к другому, или один зачаток возбуждает другой, все это определяет пространственно-временные параметры их соотношений. Если каким-либо образом произойдет нарушение пространственного положения или времени закладки одной части, то это неизбежно вызовет изменения в развитии другой, связанной с первой, части. Сходство между геномными и морфогенетическими корреляциями состоит в том, что оба типа взаимозависимостей определяются генотипом организма, различие же заключается в неодинаковых путях их реализации, так как геномные корреляции проявляются в частях тела, непосредственно между собою не связанных.

Эргонтические корреляции устанавливаются благодаря функциональной зависимости между органами и частями уже сформированного, еще растущего или взрослого организма. Они возможны только при выполнении органами и частями своих дефинитивных функций. При этом функциональная связь имеет побочный формообразовательный эффект, когда изменение размеров и формы или интенсификация функции одной части приводит к определенным изменениям другой части.

Взаимозависимости органов и частей организмов прослеживаются не только в индивидуальном, но и в историческом развитии. И. И. Шмальгаузен (1982, с. 34) указывает на принципиальное различие между ними: "...Считаю нужным особо подчерк-

нуть, что мы будем вместе с акад. А. Н. Северцовым твердо различать собственно корреляции как взаимозависимости формообразовательных процессов в индивидуальном развитии и филетические корреляции (Л. Плате), или координации, как взаимозависимости в филогенетическом преобразовании органов. Мы имеем в этих случаях зависимости совершенно различного порядка, которые ни в коей мере нельзя свести одну к другой, точно так же, как нельзя свести закономерности филогенетического развития к закономерностям индивидуального развития". При этом И. И. Шмальгаузен (1969) выделяет три типа координаций: топографические (организационные) — взаимозависимое изменение граничащих друг с другом органов, они базируются на морфогенетических корреляциях; динамические (функциональные) координации — взаимозависимое изменение функционально связанных частей, основываются на эргонтических корреляциях; биологические (экологические) координации — согласованное изменение органов, обусловленное определенным фактором внешней среды.

Классификация биологических корреляций В. М. Шмидта (1981) учитывает более широкий круг взаимозависимых явлений, так как построена в соответствии с уровнями организации живой материи: макромолекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, биоценотический, биосферный. В связи с этим в систему входят не только корреляции между органами и частями организмов, которые названы морфогенетическими, но и корреляции между видами, таксонами надвидового ранга, сообществами и биогеоценозами, — эти корреляции названы экологическими. Граница между морфогенетическими и экологическими корреляциями проходит через популяционно-видовой уровень организации, которому свойственны корреляции обоих названных типов. Кроме того, выделяются также индивидуальные корреляции (молекулярные, органоидные и онтогенетические), присущие соответственно макромолекулярному, клеточному и организменному уровням организации, и групповые (филогенетические, внутривидовые, ценотические, биогеоценотические). Филогенетические и внутривидовые корреляции свойственны популяционно-видовому уровню организации, ценотические — биоценотическому уровню, биогеоценотические — биосферному уровню. Геномные корреляции, выделяемые И. И. Шмальгаузеном, в данной классификации относятся к молекулярным

корреляциям, морфогенетические и эргонтические корреляции — к онтогенетическим, все типы координаций — к филогенетическим корреляциям.

Таким образом, корреляции могут изучаться на всех уровнях организации живого вещества и в зависимости от них описывают связи, регулируемые совершенно различными факторами. Это обусловливает сложность создания единой классификации корреляций, учитывающей все многообразие их проявлений. Однако существующих классификаций вполне достаточно для того, чтобы четко обозначить изучаемые нами корреляции дефинитивных значений экстерьерных признаков птиц. Это, безусловно, онтогенетические корреляции, основывающиеся на морфогенетических и эргонтических взаимозависимостях развивающихся органов и частей тела.

1.3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ

Данные по изменчивости экстерьерных признаков птиц ограничены (Добринский, 1981). В капитальных сводках по птицам (Птицы Советского Союза, Птицы СССР — Птицы России и сопредельных регионов) приводятся сведения лишь о средних значениях и лимитах немногих признаков, используемых в систематике, коэффициент вариации не вычисляется. В то же время в отдельных монографических исследованиях индивидуальная изменчивость морфологических структур входит в описания видов (Пекло, 1987). В целом же работ, посвященных популяционной морфологической изменчивости птиц, сравнительно мало.

Причиной такого положения, видимо, послужили следующие обстоятельства. Во-первых, это традиционное увлечение большинства орнитологов экологической тематикой. Популяционно-морфологическое направление в орнитологии сильного развития пока не получило, несмотря на его широкий размах, например, в териологии и энтомологии. Во-вторых, определенные трудности создает тот факт, что коллекционный материал, хранящийся в музеях, оказывается малопригодным для работ подобного рода. С тушек можно снять лишь ограниченное число промеров, тогда как в популяционной морфологии, особенно при использовании методов многомерного анализа, оперируют многими признаками. Помимо этого, промеры, снятые с тушек, неадекватны таковым, полученным на живых птицах. Большие возможно-

сти для сбора морфометрических данных имеются при кольцевании птиц, когда через руки специалистов проходит массовое число птиц. Однако и здесь метчикам рекомендуется, если нет определенной цели, не увлекаться промерами (Виноградова и др., 1976), что, впрочем, совершенно обосновано при необходимости быстрой обработки массы кольцуемых птиц. Наконец, методы популяционной морфологии предъявляют строгие требования к формированию статистических выборок особей в соответствии с их принадлежностью к определенной территориальной группировке, определенному полу и возрасту. Вопрос о популяциях у птиц еще далек от своего решения (Поливанов, 1984), однако справедливым является принятое орнитологами положение, что популяции необходимо выделять по месту гнездования (Данилов, 1980). Следовательно, отлов птиц следует производить в период размножения, а в это время он не может быть массовым. Отлов одной птицы на гнездовой территории не представляет большой сложности, а вот сформировать выборку из 30—40 особей определенного вида, пола и возраста уже трудно.

В связи с изложенным конкретных материалов по внутри- и межпопуляционной изменчивости экстерьерных признаков все еще мало, даже по тем регионам, где орнитологические исследования ведутся широко. Например, степень морфометрической изученности птиц Средней Европы может быть признана относительно достаточной лишь по немногим видам воробьиных (Eck, 1990). Хотя уровень "популяционных проб" (≥ 40 промеров каждой возрастной и половой группы из популяции) достигнут для 59 % из 107 видов воробьиных, только для одного вида (0,9 %) имеются данные по 30 популяциям, для 1,9 % видов — по 6 популяциям, для 4,7 % — по 3 популяциям и т. п.

Большинства из перечисленных выше трудностей сбора материала лишены признаки окраски оперения, клюва и других морфологических структур. Музейные коллекции в отношении многих этих характеристик пригодны для анализа, отлов птиц не всегда обязателен, поскольку часто возможна оценка особей на расстоянии. Все это создает возможности для изучения окрасочного полиморфизма, который с небольшой частотой встречается у птиц, принадлежащих к самым различным отрядам. Пожалуй, одним из наиболее исследованных видов здесь является мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*). У самцов этого вида выделено семь типов окраски (Drost, 1936), от наиболее яркой самцовой (первый тип — черная спина и белая нижняя часть тела)

через промежуточные формы до самочьей окраски (седьмой тип — серовато-коричневая спина и грязно-белая нижняя часть тела). Установлено, что окраска оперения генетически детерминирована и в то же время проявляет весьма сложную возрастную изменчивость, а также зависит от упитанности птенца. В целом старшие самцы имеют более темную окраску спины, но есть особи, у которых окраска с возрастом светлеет или не меняется. Характер возрастных изменений неодинаков в разных популяциях, сильно варьирует в ареале и соотношение частот морф (Анорова, 1977, 1981; Высоцкий, 1993; Slagsvold, Lifjeld, 1992). Приспособительное значение полиморфизма остается не до конца выясненным. Его стабильность во времени указывает на отсутствие полового отбора, тем более, что у данного вида самки при выборе партнера ориентируются на качество территории, а не на окраску самца (Высоцкий, 1993; Alatalo et al., 1986). Предполагают, что в зонах симпатрии с мухоловкой-белошейкой (*Ficedula albicollis*), доминирующей над пеструшкой, криптически окрашенные самцы избегают межвидовой агрессии, что позволяет им занимать качественные территории (Saetre et al., 1992). Между ярко- и бледноокрашенными самцами существуют поведенческие и экологические различия, проявляющиеся в приуроченности к определенным микростациям, реакции на плотность популяции, срокам размножения, брачном поведении (Шишкин и др., 1991; Иванкина и др., 1995).

Существенные морфофизиологические различия обнаружены между различно окрашенными самцами турухтана (*Phylomachus pugnax*) — вида с необычайно высокой индивидуальной изменчивостью окраски, предопределенной генетически (Ферри, 1939; Добринский, 1970 а, б, 1981). Наиболее контрастны они между меланистами и пегими самцами, являющимися типичными представителями немеланистов. Помимо морфофизиологических эти две окрасочные морфы имеют поведенческие особенности, выражающиеся в тактике поведения на току. При сравнении трех географических популяций турухтана не удалось обнаружить разницы в частотах окрасочных морф, кроме того, хронографическая изменчивость перекрывает географическую.

Замечательным примером генетического анализа окраски оперения и соотношения частот морф в популяциях служат работы А. С. Серебровского (1927, 1928), изучавшего беспородных кур (*Gallus gallus*), живущих в полудиком состоянии в горах Дагестана. Широкое географическое сравнение типов окраски, дав-

шее интересные результаты, проведено на трясогузках (*Motacilla sp.*) (Береговой, 1970; Береговой, Данилов, 1966). Подобные исследования имеются и по другим видам: оляпке (*Cinclus cinclus*) (Хахлов, 1926), тонкоклювой кайре (*Uria aalge*) (Кафтановский, 1951), глупышу (*Fulmarus glacialis*) (Шунтов, 1993), тулесу (*Pluvialis squatarola*) (Рябицев, 1998), малому баклану (*Phalacrocorax pygmaeus*) (Dowding, Taylor, 1987), серой неясыти (*Strix aluco*) (Baudvin, Dessolin, 1992). Возможность выделения на ограниченной территории внутривидовых группировок по признакам рисунка рулевых перьев у большой синицы (*Parus major*) продемонстрирована в работе Ю. П. Лихацкого (1986).

Хорошую модель для выяснения причин возникновения и механизмов поддержания полиморфизма представляют виды, у которых дикие популяции мономорфны, а популяции, обитающие в урбанизированной среде, отличаются сильно выраженным полиморфизмом. К таким видам, в первую очередь, относится сизый голубь (*Columba livia*). Выделенные окрасочные морфы имеют разную частоту в ареале и на пространстве, занимаемом одной популяцией, характеризуются своеобразным поведением, различаются по экстерьерным и интерьерным признакам (Москвитин, Ксенц, 1982; Обухова, Креславский, 1984, 1985; Ксенц и др., 1991).

Некоторые признаки рисунка, например, форма и характер расположения темных пятен на клюве у малого лебедя (*Cygnus bewickii*), обнаруживают столь сильную индивидуальную изменчивость, что позволяют распознавать отдельных птиц (Evans, 1977; Bateson et al., 1980). Методики индивидуальной идентификации разрабатываются и для других видов птиц, где в качестве маркеров используется целый набор разнообразных внешних морфологических признаков (Kummerfeld, 1985).

Помимо признаков окраски полиморфизм у птиц иногда проявляется в форме и размерах клюва. У вьюркового ткачика (*Pyrenestes ostrinus*) популяции отчетливо дифференцированы на две морфы — крупноклювых и малоклювых птиц (Smith, 1990). В соответствии с величиной клюва морфы отдают предпочтение семенам различных видов трав, что может определять разницу в продуктивности размножения морф в условиях дефицита одной из групп кормов. В целом же полиморфизм обеспечивает использование популяцией более широкого спектра кормовых ресурсов. Этому могут способствовать также имеющиеся различия в сро-

ках размножения морф. Своеобразным проявлением полиморфизма является наличие в популяциях клеста-еловика (*Loxia curvirostra*) и белокрылого клеста (*L. leucoptera*) особей с правым и левым положением подклювья в перекресте. Генетическая предопределенность полиморфизма, равно как и его адаптивное значение, до конца не выяснены (Groth, 1992).

Менее впечатляющие результаты получены при исследовании изменчивости количественных экстерьерных признаков. Основное внимание специалистов здесь сосредоточено на сравнении степени изменчивости отдельных признаков, ее половой, популяционной и видовой специфики. Уровень изменчивости птиц мало отличается от такового у других классов позвоночных животных (Черепанов, 1986). Не удается обнаружить каких-либо устойчивых закономерностей и в различиях видов по величине вариабельности, хотя, например, замечено, что у синантропных видов птиц морфологическая изменчивость выше, чем у видов, обитающих в естественных условиях (Владышевский, 1973). Столь же неопределенными выглядят в рассматриваемом аспекте и различия популяций. У одних видов они отсутствуют, у других — выражены достаточно отчетливо, но не всегда сохраняются во времени (Добринский, 1981; Medeiros, 1994). Изменчивость отдельных признаков может находиться как на одном уровне, так и заметно различаться. Из двух основных признаков, характеризующих летательный аппарат птиц (длина крыла и длина хвоста), более изменчив второй признак (коэффициент вариации у различных видов составляет 2,5—5 %), тогда как по длине крыла он колеблется от 1 до 3 % (Eck, 1987). Сравнение изменчивости размеров тела и украшающих перьев у двух видов полигамных африканских вдовушек показало отсутствие существенной разницы между признаками по данному показателю (Barnard, 1995). Изменчивость элементов того или иного органа чаще бывает сходной. Например, у жаворонков коэффициенты вариации первостепенных маховых перьев не обнаруживают различий в зависимости от их положения в крыле (Гаврилов, Гаврилов, 1991). Отдельные аспекты внутри- и межвидовых особенностей изменчивости экстерьерных признаков рассматриваются целенаправленно или попутно в ряде работ отечественных и зарубежных орнитологов (Лэк, 1949; Терентьев, 1966; Татарникова, 1975; Татарникова, Панева, 1979; Пекло, 1987; Ирисова, Ирисов, 1989; Barrowclough, 1991; Merilä, 1996 и др.).

Богатый материал накоплен по изменчивости размеров, объема и формы яйца у птиц, хотя он в основном отражает не различия в степени вариабельности, а изменения абсолютных значений признаков. Соответствующие списки литературы приведены в монографии Р. Мянда (1988), книге А. Д. Нумерова с соавторами (1995), докторской диссертации С. М. Климова (1997).

Из наиболее слаборазработанных в орнитологии направлений изучения морфологической изменчивости следует отметить флуктуирующую асимметрию билатеральных структур и внутрииндивидуальную изменчивость в целом. Соответствующие публикации, преимущественно зарубежные, появились совсем недавно (Ксенц, Ксенц, 1990; Лихацкий, 1990; Moller, 1990; Evans, Hatchwell, 1993; Swaddle, Cuthill, 1994; Birkhead, Fletcher, 1995; Bortolotti, Gabrielson, 1995; Moller, 1995; Rintamaki et al., 1995; Swaddle, Witter, 1995).

Литература, посвященная анализу корреляций морфологических и других признаков птиц, в сравнении с другими позвоночными, очень бедна. Имеет смысл разделять исследования, где изучению подвергаются корреляции отдельных пар признаков, и исследования, где анализируются взаимосвязи многих признаков, т.е. корреляционные матрицы. Решаемые при этом задачи, используемые методы и получаемые результаты далеко неоднозначны.

Первой отечественной работой, рассматривающей данную проблему, видимо, была статья П. В. Терентьева (1970), где проводится анализ корреляционных отношений между "стандартными" промерами (длина крыла, длина хвоста, длина клюва, длина цевки) у шести видов воробьиных птиц. Путем сопоставления средних значений корреляционных отношений по всем видам и признакам установлены некоторые особенности их динамики. Виды, обладающие хорошими летными качествами (полевой жаворонок (*Alauda arvensis*)), характеризуются большей взаимозависимостью признаков, чем виды, летающие сравнительно плохо (домовый воробей (*Passer domesticus*)). Выделены два типа корреляционной структуры: "крыловой тип" — преобладают связи длины крыла (домовый воробей, чечетка (*Acanthis flammea*), ворон (*Corvus corax*), полевой жаворонок) и "цевковый тип" — преобладают связи длины цевки (большая синица, сорока (*Pica pica*)). Половых различий по рассматриваемым характеристикам не обнаружено.

Гораздо большее число признаков (18 экстерьерных и 25 индексов) было использовано Т. Г. Четвериковой (1985) при изуче-

нии корреляций у полевого воробья (*Passer montanus*). Выделены три группы коррелирующих признаков. Наиболее сильными связями отличаются признаки крыла (первая группа), несущие основную нагрузку при полете (размеры II—VI первостепенных маховых). Вторая группа характеризует корреляции размеров частей летательного аппарата, где связи тоже высоки. Между признаками первой и второй групп также наблюдается высокая корреляция. Третью группу составляют признаки, определяющиеся преимущественно размерами частей скелета (цевка, клюв, общие размеры), здесь связи слабее. Отмечены половые различия в силе связи между частями летательного аппарата — у самцов коэффициенты корреляции выше. Предполагается, что обнаруженные различия обусловливаются разницей между полами в двигательной активности (соотношения полета — передвижения по земле, участие в насиживании). О меньшей компактности корреляционной структуры морфологических признаков у самок полевого воробья говорилось и ранее (Ростова, Четверикова, 1981).

По представителям неворобьиных птиц нам известна работа А. С. Ксенца и С. С. Москвитина (1989), в которой сравнивается корреляционная структура экстерьерных и интерьерных характеристик сизого голубя различных окрасочных морф ("сизой" и "черночеканной"). Обнаружены существенные различия по особенностям корреляционных взаимосвязей признаков между названными морфами, что характеризует степень их генетического своеобразия. В группах самцов и самок различия между морфами проявляются неодинаково. В пределах отдельных морф самки характеризуются большей интегрированностью признаков. При сравнении же совокупных выборок самцов и самок (обеих морф) половые различия не просматриваются. Делается вывод, что половой диморфизм по характеру корреляционных связей у сизых голубей присутствует в "скрытой" форме.

Одной из важных закономерностей, установленных в результате исследования животных методом морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968), является уменьшение относительной величины внутренних органов при увеличении общего веса тела, т.е. этим характеристикам свойственна отрицательная корреляция. Данная закономерность в полной мере распространяется на птиц (Добринский, 1981). Так, корреляция относительного веса сердца и веса тела у речной крачки (*Sterna hirundo*) составляет – 0,61, у тундряной куропатки (*Lagopus mutus*) — – 0,53;

корреляция индекса кишечника и веса тела у хохлатой чернети (*Aythya fuligula*), индекса летательной мускулатуры и веса тела у тундряной куропатки — – 0,75. Однако в некоторых случаях эта закономерность нарушается. Например, у среднеямальских полярных крачек (*Sterna paradisaea*) корреляция индекса сердца и веса тела находится в пределах нормы для этих признаков (– 0,42), а у южноямальских она явно отклоняется от нормы (0,14). Подобные изменения зарегистрированы у периферийных популяций серой вороны (*Corvus cornix*) и дупеля (*Gallinago media*), обитающих в экстремальных условиях, индекс сердца и вес тела у дупеля и индекс печени и вес тела у серой вороны связаны достаточно сильной положительной зависимостью, соответственно, 0,76 и 0,62. Предполагается, что обнаруженные изменения свидетельствуют о сдвиге нормы реакции популяций на условия внешней среды. Влияние условий развития проявляется и в пределах одной популяции. Например, установлены различия в характере корреляции относительного веса головного мозга и веса тела у птенцов серой вороны из ранних и поздних выводков (Бахмутов, Добринский, 1970).

Изучение действия отбора в природных популяциях птиц по изменениям системы корреляционных связей внешних признаков возможно при достаточно высоком соответствии фенотипических корреляций генотипическим. Таковое было обнаружено в сопряженной изменчивости экстерьерных признаков сизого голубя (Johnson, Johnston, 1990). С учетом высокой наследуемости большинства метрических признаков есть основания полагать, что и у других видов птиц фенотипические корреляции отражают генетические. Поэтому правомочной является интерпретация различий внутривидовых группировок по уровню и структуре корреляционных связей с позиций действия отбора. Интересные факты в этом отношении выявлены при сравнении дикой и охотничьей форм кряквы (*Anas platyrhynchos*) (Фокин и др., 1990), выживших и погибших в период миграций и зимовки самцов обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) (Björklund, 1992).

Корреляции отдельных пар признаков или их совокупностей у птиц рассматриваются еще в ряде работ (Лэк, 1949; Johnston, Selander, 1972; Bährman, 1973 и др.), их результаты также свидетельствуют об их изменчивости на видовом и внутривидовом уровнях под воздействием регистрируемых и неучтенных факторов.

ГЛАВА 2
РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

2. 1. РАЙОН

Основная часть работы проведена на территории Воронежского биосферного заповедника, расположенного в подзоне типичной лесостепи в северной части Усманского леса на границе Воронежской и Липецкой областей. Географические координаты центра территории 51°55′ с. ш. 39°30′ в. д. Общая площадь заповедника составляет 31 053 га, покрытая лесом — 28 595 га. Через заповедник проходит граница атлантико-континентальной и континентальной климатических областей, поэтому он подвержен влиянию воздушных масс с Атлантического океана и циклонов, приходящих с Средиземноморья. Климат умеренно континентальный, средняя температура июля 19,3°, января –9,9°. Среднегодовая температура изменяется от 2,7 до 7,1°, в среднем 5,1°. Отмеченный максимум температуры воздуха 38,9°, минимум –41,8°. Годовая сумма осадков колеблется от 435 до 867 мм, в среднем выпадает 589 мм. Наиболее обильны осадки летом (в среднем 197 мм) и зимой (188 мм), осенью их количество снижается в среднем до 115 мм, а весной выпадает всего 89 мм (Лавров и др., 1989).

По геоботаническому районированию территория заповедника относится к Усманскому району зеленомошных сосновых и осоковых дубовых лесов Боброво-Усманского округа Среднерусской дубово-сосновой провинции (Лавров и др., 1989). Естественные лесные биогеоценозы заповедника представлены коренными типами насаждений: сосняки дубово-зеленомошно-разнотравные, дубняки осоково-снытевые, ольшаники камышово-тростниковые. На местах вырубок и гарей сформировались производные типы леса: осинники разнотравно-осоковые, дубняки осиново-осоковые, березняки ольхово-осиново-крапивные, березняки чернично-молиниевые. Наибольшую площадь в заповеднике занимают сосновые леса (35,2 %), затем следуют дубняки (31,1 %), осинники (21,5 %), березняки (6,2 %), ольшаники (5,3 %), другие насаждения (0,7 %). Средний возраст сосняков — 94 года, дубняков — 70 лет, осинников — 60 лет, березняков — 65 лет, ольшаников — 60 лет.

Для выяснения изменений морфологических показателей птиц при антропогенных нарушениях среды материал собирали в г. Воронеже и прилегающих к нему лесопарковых участках. Расстояние между городом и южной границей заповедника примерно 30—35 км. В Европейском Центре России Воронеж — самый крупный после Москвы город. Площадь городских земель составляет 46 515 га, численность населения более 950 тыс. человек (Джувеликян, 1996). Отраслевая структура промышленности Воронежа включает в себя все основные виды индустриального производства. Наибольшего развития достигает тяжелая обрабатывающая индустрия, легкая и пищевая промышленности. В тяжелой индустрии преобладает машиностроение, химическая переработка нефтегазового сырья, производство стройматериалов.

Суммарный выброс загрязняющих веществ достигает 28,699 тыс. т. Загрязнение атмосферного воздуха в городе по некоторым ингредиентам (пыль, двуокись азота, формальдегид) превышает допустимые среднемесячные концентрации. Сильно загрязняет атмосферу автотранспорт, на основных магистралях города отмечаются превышения ПДК по двуокиси азота, пыли, окиси углерода, бенз(а)пирену, свинцу. Почвы Воронежа также сильно загрязнены, концентрация солей тяжелых металлов здесь превышает ПДК от 2 до 100 раз (Джувеликян, 1996).

Зеленая зона города занимает площадь 84 735 га, что соответствует принятым нормативам. Сюда входят леса, принадлежащие пяти предприятиям лесного хозяйства и Воронежскому заповеднику (Лукьянец, Ильин, 1985).•Насаждения зеленой зоны, непосредственно примыкающие к городу, испытывают сильную рекреационную нагрузку. Зеленые насаждения самого города занимают всего 815 га, на одного жителя приходится 8 м^2, при норме 15 (Джувеликян, 1996). Загрязнение атмосферы выбросами предприятий и автотранспорта оказывает негативное влияние на состояние деревьев и кустарников.

Оологический материал по некоторым видам ржанкообразных и гусеобразных собран в верховьях Воронежского водохранилища. Этот искусственный водоем создан в 1972 г., две трети его площади расположено в черте г. Воронежа. Вода в водохранилище загрязнена промышленными и бытовыми стоками. Наибольшие превышения ПДК наблюдаются по хрому, никелю, цинку, меди. Особенно низко качество воды у плотины водохранилища.

2. 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В рассматриваемом нами районе исследования проводили в течение 1981—1997 гг. Основной используемый в работе фактический материал собран и обработан автором. Для изучения изменчивости и корреляции экстерьерных количественных признаков воробьиных птиц всего было промерено 1009 особей у 20 видов, относящихся к 8 семействам и 17 родам. При этом для 10 видов данные получены по обеим половым группам, для 1 вида по разным возрастным классам и для 1 вида в естественных и урбанизированных местообитаниях. Минимальный объем выборки составил 20 особей, максимальный — 58 особей, при среднем значении, равном 30. Оценка флуктуирующей асимметрии меристических признаков фолидоза ног произведена у 18 видов воробьиных, величина выборки варьировала от 21 до 122 особей, средняя — 49 особей. С учетом низкой изменчивости морфологических структур птиц полученные объемы выборочных совокупностей были достаточны для статистической обработки.

Видовой состав исследуемых воробьиных обеспечивал необходимое для анализа экологическое и соответственно морфотипическое разнообразие. В нем представлены птицы, различающиеся по пищевым спектрам (преимущественно животноядные и преимущественно зерноядные), по местам сбора корма (в воздушной среде, в кронах деревьев и кустарников, на стеблях трав и поверхности земли), по месту расположения гнезда (кронники и кустарничники, дуплогнездники и нишегнездники, норники, наземники), по миграционной активности (оседлые, ближние и дальние мигранты), по отношению к урбанизированному ландшафту (урбофилы и урбофобы). По перечисленным и другим характеристикам виды дифференцированы по степени экологической пластичности.

Птиц отлавливали в гнездовой, а у немногих видов и в послегнездовой периоды паутинными сетями, специальными ловушками для искусственных гнездовий, тайником или на прикормке с применением снотворного вещества (только домового воробья). Способы отлова названными орудиями подробно изложены в книге Г. А. Носкова с соавторами (1984). Возраст и пол определены по ряду рекомендованных (Виноградова и др., 1976) внешних признаков (окраска оперения, характер линьки, размеры частей тела, форма и размеры отдельных перьев, форма кло-

акального выступа, наличие наседного пятна и др.). После осмотра и измерений птиц кольцевали и выпускали.

Во внешней морфологии птиц возможно выделение множества метрических и меристических признаков. Однако используемый их набор в исследованиях по систематике и популяционной морфологии ограничен, что определяется, помимо прочего, техническими возможностями измерений и учета на тушках и живых птицах. Последние в данном отношении предоставляют гораздо более обширный материал, что является необходимым условием изучения корреляционной структуры биологических объектов. Внутривидовые сравнения по метрическим признакам следует проводить только с использованием однотипных данных, поскольку промеры живой птицы и тушки друг другу не соответствуют (Eck, 1990). Опыт показал, что ввиду малой изменчивости морфологических признаков, измерения необходимо производить с большой точностью и строго по единой методике, что в полной мере достижимо при условии их выполнения одним исследователем. В противном случае получаемые различия между выборками могут быть следствием ошибки измерений (Barrett et al., 1989; Eck, 1990). Поэтому в настоящей работе использованы лишь живые птицы; измерения метрических признаков и учет меристических выполнены только автором. Кроме того, прижизненный анализ является одним из условий проведения научных исследований в заповедниках.

Для изучения были выделены следующие метрические признаки: *1* — длина крыла; *2* — ширина крыла; *3* — длина предплечья; *4*, *5*, *6* — ширина, длина и высота клюва; *7* — длина киля грудины; *8* — длина голени; *9* — длина цевки; *10* — длина третьего пальца; *11* — длина хвоста; *12*, *13* — длина второго и четвертого пальцев. Из меристических признаков изучена изменчивость числа роговых щитков на втором, третьем и четвертом пальцах. Длину крыла измеряли на линейке с упором в максимально сложенном и выпрямленном положении, что дает наиболее воспроизводимые результаты (Svensson, 1975). Ширина крыла — расстояние от кистевого сустава до вершины первого второстепенного махового пера, измеряется штангенциркулем. С помощью этого инструмента измеряли также длину киля, ширину и высоту клюва (максимальные). Длину клюва измеряли от переднего края ноздри, длину пальцев — от первого проксимального щитка пальца до вершины когтя. Для измерения данных

признаков, а также длины предплечья голени и цевки использовали циркуль-измеритель. Длину хвоста измеряли с помощью обычной линейки по наиболее длинному перу. Способы измерения перечисленных признаков в общем соответствуют методикам, изложенным в книге Н. В. Виноградовой с соавторами (1976) и статье Р. Г. Чемякина (1988). Все измерения выполнены с точностью до 0,1 мм.

Используемые количественные признаки характеризуют размеры летательного аппарата, скелетных элементов передних и задних конечностей, грудины и клюва. Они связаны с выполнением дефинитивных функций организма, так как обеспечивают всевозможные типы локомоции, кормодобывание, гнездостроение и т. п. Видовое разнообразие в размерах и пропорциях признаков отражает адаптации, направленные на эффективную реализацию названных функций в различных условиях среды. Важное значение признаков обусловливает их достаточно высокую наследуемость и контроль со стороны стабилизирующего отбора (Alatalo, Lundberg, 1986; Lessells, Ovenden, 1989; Wiggins, 1989; Gebhardt-Henrich, Noordwijk, 1991; Michalak, 1992; Gustaffsson, Merilä, 1994; Smith et al., 1994).

Анализируемый оологический материал происходит из нескольких источников. Во всех случаях внутривидовых сравнений использованы только собственные многолетние сборы автора, сделанные в районе исследования. Для межвидового сравнения помимо собственных данных использованы материалы, любезно предоставленные С. М. Климовым и А. Д. Нумеровым, а также литературные сведения в виде опубликованных промеров яиц из коллекций Академии наук Казахстана (Ковшарь, Левин, 1982), Киевского университета (Смогоржевский, Смогоржевская, 1989) и некоторые другие (Хохлов и др., 1997).

В зависимости от решаемой задачи объемы выборок определялись числом полных кладок или числом яиц. Так, при оценке уровня межкладковой и внутрикладковой изменчивости у 31 вида птиц минимальный объем исходных данных равнялся 21 кладке, максимальный — 98, в среднем — 44 кладки. При изучении хронографической изменчивости параметров яиц у обыкновенного жулана (*Lanius collurio*) и мухоловки-пеструшки величина выборки по годам колебалась от 45 до 223 яиц, в среднем 119 яиц. Таким же порядком величин характеризуются выборки кладок и яиц в других случаях анализа оологического материала, что

вполне достаточно для применения статистических процедур. Выбор видов диктовался необходимостью возможно большего их экологического разнообразия в межвидовом сравнении и соответствием требований, предъявляемых к видам-биоиндикаторам, при изучении внутрипопуляционной изменчивости.

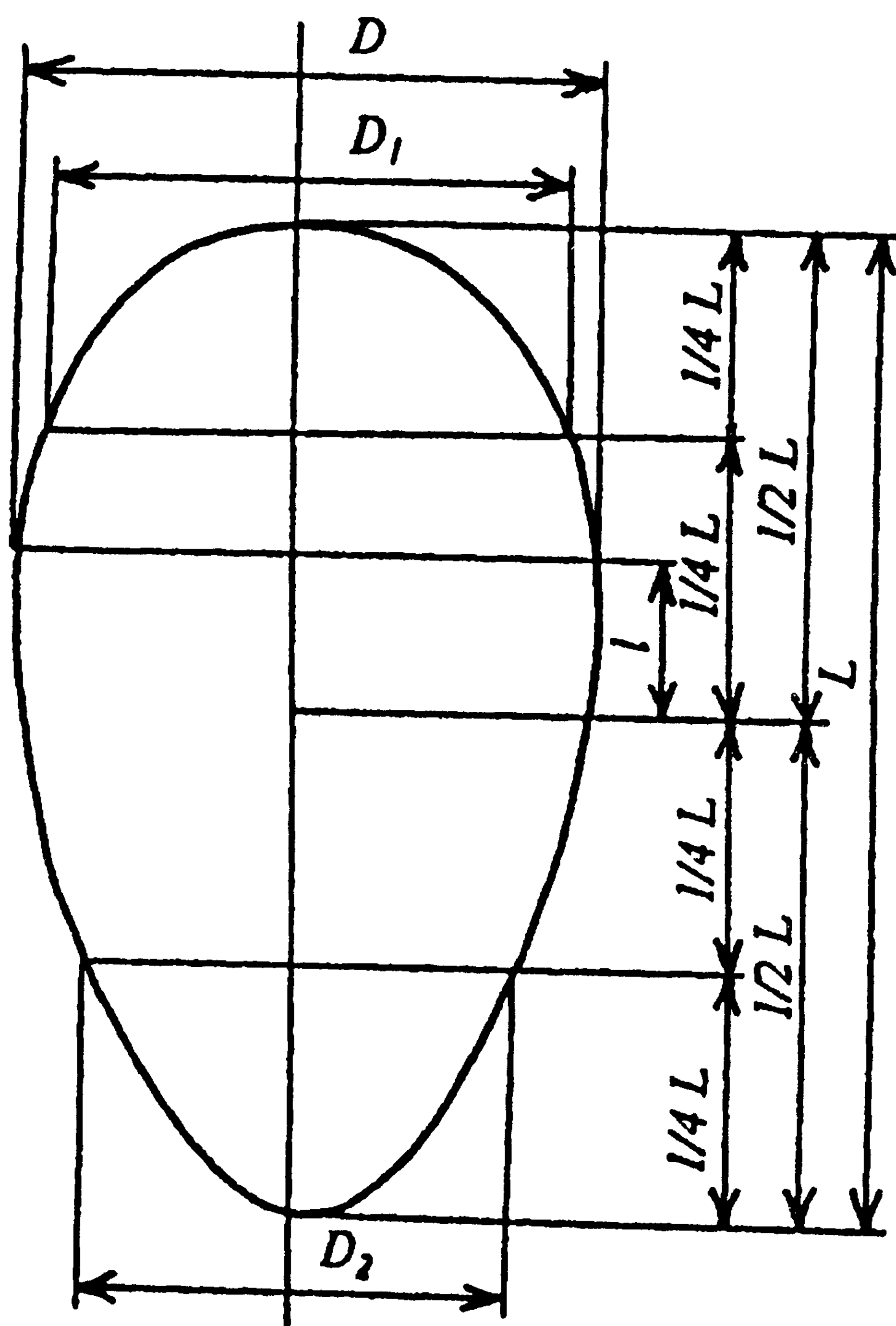


Рис. 1. Схема измерений метрических признаков яйца (по Ю. В. Костину, 1977, с изменениями)

Внешняя морфология птичьего яйца характеризуется его размерами, формой и окраской. Имея в руках штангенциркуль, можно снять с яйца два основных промера — длину (L) и диаметр (D). Наряду с ними, но уже на эллипсоидной проекции яйца, полученной фотографированием или светокопированием, дополнительно снимаются еще несколько метрических признаков, например, D_1, D_2, l (рис. 1). Используя эти исходные величины, вычисляли объем яйца ($W = 0{,}51\ LD^2$) и индекс удлиненности — $V = 100(L - D)/D$ (Костин, 1977). Признаки измеряли с точностью 0,05 мм.

Статистический анализ морфологической изменчивости осуществляли с использованием классических и многомерных мето-

дов. Вычисляли среднее значение признака, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации и соответствующие статистические ошибки (Лакин, 1990). Для определения зависимости между переменными величинами использовали линейный коэффициент корреляции Пирсона и коэффициент корреляции рангов Спирмена. Проверку статистических гипотез проводили по t- и F- критериям.

Анализ структуры корреляций морфологических признаков осуществлен по методу корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1959, 1960). Плеяды выявляли на корреляционном цилиндре способом подвижного уровня. На корреляционном кольце изображали все связи данного уровня сечения линиями различной толщины, что отражает их дифференцировку по силе. Количественный анализ корреляционных матриц проведен в соответствии с методикой Н. С. Ростовой (1985). Помимо метода корреляционных плеяд изучение системы взаимосвязей признаков осуществимо с помощью факторного анализа. Наибольшее применение находит один из его вариантов — метод главных компонент. Факторные плеяды совпадают или сходны с корреляционными, но при слабой контрастности уровней взаимосвязей в системе они могут представлять самостоятельный интерес (Шмидт, 1985). Сделанный нами ранее параллельный анализ структуры корреляций морфологических признаков птиц названными двумя методами действительно показал большое сходство результатов (Венгеров, 1997а). Поэтому в настоящей работе мы ограничились только методом корреляционных плеяд П. В. Терентьева.

В то же время метод главных компонент широко использовался нами при сравнении видов и внутрипопуляционных группировок по комплексу признаков. Данный метод позволяет получить новые обобщающие признаки (главные компоненты), первые из которых сосредоточивают в себе бóльшую часть изменчивости всех исходных переменных. В результате для сравнения объектов часто оказывается достаточным использование вместо многих признаков всего двух первых главных компонент, что существенно облегчает анализ и придает ему высокую наглядность. Приемы обработки статистических данных рассматриваемым методом хорошо освещены в литературе (Девис, 1977; Дубров, 1978; Животовский, 1984 и др.). Из других многомерных методов в работе нашла применение множественная линейная регрессия, с описанием расчетов мы познакомились в цитируемой выше книге Дж. Девиса.

Математические методы оценки уровня флуктуирующей асимметрии морфологических структур изложены в работах В. М. Захарова и его сотрудников (Захаров, 1987; Захаров, Крысанов, 1996). Порядок вычисления дисперсии асимметрии и среднего числа асимметричных признаков на особь в случае анализа асимметрии числа роговых щитков на втором, третьем и четвертом пальцах воробьиных птиц приводится ниже (табл. 1). Дисперсия рассчитывается отдельно для каждого признака (пальца), а второй количественный показатель является интегральным.

Выборочная дисперсия по каждому признаку (используется графа [п—л]) равна: для второго пальца — 0,267; третьего — 0,233; четвертого — 0,178. Для расчета второго показателя используем данные последней графы, которые складываем и сумму (9) делим на число особей (10), получаем среднее число асимметричных признаков на одну особь (СЧАП), которое равняется 0,9. Оно не может превышать числа изучаемых признаков, в нашем примере трех единиц.

Таблица 1

Расчет показателей асимметрии фолидоза пальцев у воробьиных птиц

Особь	Число щитков									ЧАП
	2-й палец			3-й палец			4-й палец			
	п	л	[п—л]	п	л	[п—л]	п	л	[п—л]	
1	9	9	0	11	12	1	10	10	0	1
2	10	9	1	12	11	1	10	10	0	2
3	9	8	1	12	11	1	10	10	0	2
4	9	9	0	11	11	0	10	10	0	0
5	10	9	1	12	12	0	10	11	1	2
6	9	9	0	12	12	0	10	10	0	0
7	9	10	1	12	12	0	11	11	0	1
8	9	9	0	12	12	0	10	11	1	1
9	9	9	0	12	12	0	10	10	0	0
10	9	9	0	12	12	0	10	10	0	0

Примечание. п, л — число щитков на правой и левой сторонах тела; ЧАП — число асимметричных признаков.

При полевых исследованиях на каждое обнаруженное гнездо составляли отдельную карточку с занесением всех необходимых сведений. Гнезда осматривали повторно, как правило, через каждые четыре-пять дней. Сроки размножения устанавливали по дате откладки первого яйца, определяемой непосредственно по появлению яйца в гнезде или рассчитанной по возрасту птенцов и известному сроку инкубации. Возраст гнездовых птенцов воробьиных определяли по степени развития оперения, открытости слуховых проходов и век глаз (Мальчевский, 1959). Во всех случаях расчетов показателей (изменчивость яиц, средняя величина кладки и т. п.) принимали во внимание только полные кладки. Успешность размножения рассчитывали по модифицированному методу Мэйфилда (Паевский, 1985). Применение данного метода позволяет более полно использовать собираемый фактический материал, так как для расчета пригодны гнезда, обнаруженные на любой стадии гнездового периода.

Все расчеты произведены на ЭВМ с использованием пакета прикладных статистических программ STADIA. Русские и латинские названия птиц, а также их систематическое положение, приведены по Л. С. Степаняну (1975, 1978). Помимо данного выше описания применяемых методик отдельные их аспекты освещены в соответствующих тематических разделах работы.

ГЛАВА 3
ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИИ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ

3. 1. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ

Одной из важнейших характеристик вида является занимаемая им экологическая ниша (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Существует множество определений данного понятия, которые в историческом аспекте рассмотрены Э. Пианкой (1981), понимающим под нишей "общую сумму адаптаций организменной единицы" (с. 261). Понятие ниши может быть применено по отношению к особи, популяции и виду. Ниши видов в биоценозе специфичны по качественным и количественным параметрам, что в совокупности обусловливает их различия по ширине. В связи с этим выделяют виды, экологически пластичные (эврибионтные, неспециализированные), обладающие широкой нишей, и виды, приспособленные к узкому диапазону внешних условий (стенобионтные, специализированные), имеющие узкую нишу. При таком определении ниша каждого вида многомерна и может быть описана с точки зрения как абиотических, так и биотических факторов среды. Однако при анализе ниш нередко ограничиваются только выяснением динамики приспособленности к одному или двум-трем факторам (пищевая, биотопическая и временна́я ниши).

Морфологический облик животных в целом отражает занимаемую ими экологическую нишу. Здесь достаточно вспомнить, что все межвидовое разнообразие размеров и формы клюва у птиц определяется пищевой специализацией. Поскольку ниши различаются по ширине, естественно предположить, что у популяций с широкой нишей индивидуальная изменчивость признаков внешней морфологии, например, размеров клюва, будет большей, чем у популяций с узкой нишей. На возможность существования такой взаимосвязи впервые указал L. Van Valen (1965), обнаруживший, что у островных популяций птиц, имеющих более широкую нишу, чем материковые популяции тех же видов, морфологическая изменчивость в большинстве случаев существенно выше. Подобные сравнения можно проводить и в

отношении разных видов птиц, принадлежащих к одному или нескольким сообществам, однако при этом необходимо учитывать, что изменчивость одного и того же органа у различных видов может обусловливаться неодинаковыми причинами. После выхода работы Ван Валена подобные исследования были выполнены на многих группах птиц и других позвоночных животных, обзор которых сделали Э. Пианка (1981) и К. А. Роговин (1986). Результаты оказались противоречивыми: в одних случаях морфологическая изменчивость положительно коррелировала с шириной ниши, в других — такая взаимосвязь не наблюдалась. В связи с этим возможность оценки ширины ниши по величине морфологической изменчивости, равно как и адаптивное значение последней, подвергается обоснованному сомнению.

Почти все исследуемые нами виды воробьиных принадлежат к одному сообществу (лесные экосистемы Воронежского заповедника), экологические характеристики их сильно различаются, поэтому межвидовой анализ уровня индивидуальной морфологической изменчивости имеет в указанном выше аспекте определенный смысл. Наиболее широко используемым показателем изменчивости структурных признаков при сравнении различных видов является коэффициент вариации (Яблоков, 1966). Его значения для 13 признаков экстерьера у 20 видов воробьинообразных приведены в табл. 2.

Рассмотрим степень изменчивости отдельных признаков и видов. Наименьшее значение коэффициента вариации длины крыла отмечено у домового воробья и обыкновенного поползня (*Sitta europaea*) (1,5 %), а наибольшее (4,0 %) — у обыкновенного дубоноса (*Coccothraustes coccothraustes*), среднее значение для 20 видов — 2,4 %. Такую же среднюю вариабельность имеет и ширина крыла, при минимальном значении (1,5 %) у обыкновенного поползня и максимальном (3,4 %) у обыкновенного соловья (*Luscinia luscinia*). Среди признаков летательного аппарата наиболее изменчивым оказалась длина хвоста (3,3 %), наименьший коэффициент вариации наблюдается у зарянки (*Erithacus rubecula*) (2,2 %), наибольший (4,5 %) — у обыкновенного соловья.

Изменчивость скелетных элементов передней и задней конечностей, а также длины киля грудины находится примерно в таком же диапазоне. Длина предплечья и голени менее всего варьирует у обыкновенного поползня (1,5 и 1,3 %), максимально — у садовой славки (*Sylvia borin*) (3,4 и 3,3 %), среднее значение для

3. Заказ 3114

Коэффициенты вариации (CV ± Scv)

Вид	n	Признак					
		1	2	3	4	5	6
R. riparia	32	2,4 ± 0,3	2,3 ± 0,3	2,7 ± 0,3	5,7 ± 0,7	5,0 ± 0,6	6,0 ± 0,8
L. collurio	21	2,4 ± 0,4	2,1 ± 0,3	3,1 ± 0,5	—	5,4 ± 0,8	2,7 ± 0,4
S. atricapilla	27	2,6 ± 0,4	2,8 ± 0,4	2,2 ± 0,3	—	4,5 ± 0,6	6,3 ± 0,9
S. borin	20	2,4 ± 0,4	2,2 ± 0,3	3,4 ± 0,5	—	5,5 ± 0,9	5,1 ± 0,8
Ph. collybita	22	2,8 ± 0,4	2,8 ± 0,4	2,7 ± 0,4	—	4,2 ± 0,6	7,4 ± 1,1
F. hypoleuca	22	2,0 ± 0,3	2,3 ± 0,4	1,9 ± 0,3	—	4,6 ± 0,7	3,1 ± 0,5
M. striata	23	1,9 ± 0,3	2,3 ± 0,3	2,4 ± 0,4	—	4,2 ± 0,6	5,2 ± 0,8
E. rubecula	27	2,0 ± 0,3	2,6 ± 0,4	2,3 ± 0,3	6,6 ± 0,9	4,1 ± 0,6	4,4 ± 0,6
L. luscinia	23	3,2 ± 0,5	3,4 ± 0,5	2,2 ± 0,3	—	4,7 ± 0,7	5,6 ± 0,8
T. merula	38	2,2 ± 0,3	2,3 ± 0,3	2,2 ± 0,3	9,2 ± 1,1	5,5 ± 0,6	3,9 ± 0,5
T. iliacus	22	2,4 ± 0,4	2,4 ± 0,4	3,2 ± 0,5	—	3,6 ± 0,5	4,0 ± 0,6
T. philomelos	28	2,5 ± 0,3	2,9 ± 0,4	2,6 ± 0,3	—	5,0 ± 0,7	4,3 ± 0,6
P. major	47	1,9 ± 0,2	2,1 ± 0,2	2,2 ± 0,2	4,2 ± 0,4	3,8 ± 0,4	3,4 ± 0,4
S. europaea	23	1,5 ± 0,2	1,5 ± 0,2	1,5 ± 0,2	4,9 ± 0,7	3,4 ± 0,5	4,3 ± 0,6
P. domesticus	32	1,5 ± 0,2	2,3 ± 0,3	2,9 ± 0,4	3,8 ± 0,5	2,7 ± 0,3	3,8 ± 0,5
F. coelebs	49	2,7 ± 0,3	2,6 ± 0,3	2,1 ± 0,2	3,4 ± 0,4	3,4 ± 0,3	3,1 ± 0,3
Ch. chloris	28	2,4 ± 0,3	2,2 ± 0,3	2,4 ± 0,3	2,7 ± 0,4	5,2 ± 0,7	4,4 ± 0,6
S. spinus	24	2,5 ± 0,4	2,3 ± 0,3	2,4 ± 0,4	3,6 ± 0,5	3,6 ± 0,5	2,3 ± 0,3
C. carduelis	42	2,2 ± 0,2	2,8 ± 0,3	2,3 ± 0,3	3,8 ± 0,4	5,3 ± 0,6	3,5 ± 0,4
C. coccothraus-tes	26	4,0 ± 0,6	2,4 ± 0,3	2,3 ± 0,3	2,5 ± 0,4	3,1 ± 0,4	2,9 ± 0,4

Примечание. Здесь и далее: *1* — длина крыла; *2* — ширина крыла; *3* — длина предплечья; *4* — ширина клюва; *5* — длина клюва; *6* — высота клюва; *7* — длина киля грудины; *8* — длина голени; *9* — длина цевки; *10* — длина третьего пальца; *11* — длина хвоста; *12* — длина второго пальца; *13* — длина четвертого пальца.

всех видов — 2,6 и 2,1 %. Средняя вариабельность длины цевки — 2,7 %, наименьшая она у обыкновенного поползня (1,6 %), наибольшая — у береговой ласточки (*Riparia riparia*) (3,9 %). Изменчивость размеров пальцев несколько выше, чем перечисленных выше признаков. Среднее значение коэффициента вариации

морфологических признаков (самцы)

7	8	9	10	11	12	13
3,7 ± 0,5	2,7 ± 0,3	3,9 ± 0,5	4,4 ± 0,5	3,6 ± 0,5	4,7 ± 0,6	5,0 ± 0,6
3,3 ± 0,5	2,4 ± 0,4	2,6 ± 0,4	4,5 ± 0,7	2,8 ± 0,4	—	—
3,7 ± 0,5	2,0 ± 0,3	2,9 ± 0,4	3,8 ± 0,5	3,9 ± 0,5	3,9 ± 0,5	3,1 ± 0,4
3,7 ± 0,6	3,3 ± 0,5	3,3 ± 0,5	3,2 ± 0,5	3,5 ± 0,6	—	—
2,4 ± 0,4	1,9 ± 0,3	2,8 ± 0,4	3,2 ± 0,5	3,8 ± 0,6	—	—
2,4 ± 0,4	1,8 ± 0,3	2,3 ± 0,3	2,9 ± 0,4	3,3 ± 0,5	—	—
3,2 ± 0,5	2,0 ± 0,3	2,9 ± 0,4	4,1 ± 0,6	2,7 ± 0,4	4,9 ± 0,7	4,5 ± 0,7
3,4 ± 0,5	1,8 ±0,3	2,7 ± 0,4	3,6 ± 0,5	2,2 ± 0,3	4,1 ± 0,6	3,9 ± 0,5
4,0 ± 0,6	2,0 ± 0,3	1,7 ± 0,3	2,4 ± 0,4	4,5 ± 0,7	—	—
2,9 ± 0,3	2,2 ± 0,3	2,5 ± 0,3	2,9 ± 0,3	2,9 ± 0,3	3,1 ± 0,4	2,9 ± 0,3
3,5 ± 0,5	1,4 ± 0,2	2,5 ± 0,4	4,7 ± 0,7	3,5 ± 0,5	—	—
3,8 ± 0,5	2,6 ± 0,3	2,9 ± 0,4	3,6 ± 0,5	3,8 ± 0,5	4,6 ± 0,6	4,4 ± 0,6
3,4 ± 0,4	1,9 ± 0,2	2,6 ± 0,3	2,9 ± 0,3	3,1 ± 0,3	3,2 ± 0,3	2,7 ± 0,3
2,7 ± 0,4	1,3 ± 0,2	1,6 ± 0,2	3,2 ± 0,5	2,6 ± 0,4	3,8 ± 0,6	2,8 ± 0,4
4,4 ± 0,6	3,2 ± 0,4	3,5 ± 0,4	3,6 ± 0,5	2,8 ± 0,4	3,4 ± 0,4	4,0 ± 0,5
3,7 ± 0,4	2,3 ± 0,2	3,0 ± 0,3	4,2 ± 0,4	3,1 ± 0,3	4,6 ± 0,5	3,8 ± 0,4
2,9 ± 0,4	2,0 ± 0,3	2,9 ± 0,4	3,5 ± 0,5	2,7 ± 0,4	3,2 ± 0,4	4,0 ± 0,5
3,0 ± 0,4	2,3 ± 0,3	3,2 ± 0,5	3,2 ± 0,5	4,2 ± 0,6	3,2 ± 0,5	3,8 ± 0,5
3,8 ± 0,4	1,4 ± 0,2	2,2 ± 0,2	3,8 ± 0,4	3,3 ± 0,4	3,6 ± 0,4	4,7 ± 0,5
3,2 ± 0,4	2,2 ± 0,3	2,5 ± 0,4	3,3 ± 0,5	4,0 ± 0,6	2,9 ± 0,4	3,3 ± 0,5

по третьему пальцу составляет 3,6 %, по второму и четвертому — 3,8 %. Для всех видов есть промеры только третьего пальца, его длина наиболее вариабельна у белобровика (*Turdus iliacus*) (4,7 %), наименее — у обыкновенного соловья (2,4 %). Длина киля грудины наименее изменчива у пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) и мухоловки-пеструшки (2,4 %), сильнее всего варьирует у домового воробья (4,4 %), среднее значение — 3,3.

Точность измерения признаков клюва неодинакова. Четко фиксируемой у всех видов является длина клюва, которая измерялась от переднего края ноздри. Ее изменчивость оказалась наи-

большей у садовой славки и черного дрозда (*Turdus merula*) (5,5 %), наименьшей — у домового воробья (2,7 %), при среднем значении 3,3. Высота и ширина клюва также с достаточно большой точностью могут быть измерены у зерноядных видов (вьюрковые, ткачиковые), а у некоторых насекомоядных птиц (ласточковые, мухоловковые, славковые) ошибка измерения возрастает вследствие малых размеров клюва и его меньшей жесткости. Поэтому высокие значения изменчивости по данным признакам у некоторых видов (пеночка-теньковка, береговая ласточка) скорее всего обусловлены ошибкой измерения.

Из всего изложенного можно сделать два вывода: во-первых, уровень изменчивости признаков экстерьера у воробьиных птиц очень низкий и сходный; во-вторых, изменчивость отдельных признаков у некоторых видов в имеющихся пределах может различаться. Более наглядное представление о различиях видов по изменчивости признаков можно получить, используя метод главных компонент, где исходными переменными являются видовые коэффициенты вариации (имеют нормальное распределение). Первая компонента имеет высокие положительные коэффициенты корреляции с изменчивостью признаков летательного аппарата, а вторая компонента — с изменчивостью длины киля и признаков задней конечности (табл. 3). В соответствии с этим распределение видов в координатах данных компонент получает следующую интерпретацию. Виды с высокими значениями первой компоненты будут отличаться сильной изменчивостью

Таблица 3

Факторные нагрузки признаков (коэффициентов вариации) на I, II главные компоненты

Признак	I	II
1	0,75	−0,23
2	0,84	−0,17
3	−0,66	0,04
5	0,2	−0,03
7	0,34	0,6
8	0,3	0,78
9	0,18	0,87
10	−0,21	0,54
11	0,79	−0,18

крыла и хвоста, а с высокими значениями второй компоненты характеризуются сильной изменчивостью большинства скелетных элементов.

В действительности почти все исследуемые виды птиц располагаются компактной группой вблизи начала координат (рис. 2), т.е. они имеют в целом сходную величину изменчивости по совокупности морфологических признаков. Исключение составляют лишь единичные из них. Наибольшей удаленностью от основной части распределения характеризуется обыкновенный поползень. Он имеет наименьшее значение по первой компоненте и одно из самых низких по второй, т.е. обладает наименьшей изменчивостью. Экологической особенностью поползня является его специализация по месту добывания корма, данный вид — типичный древолаз. Следует отметить также несколько обособ-

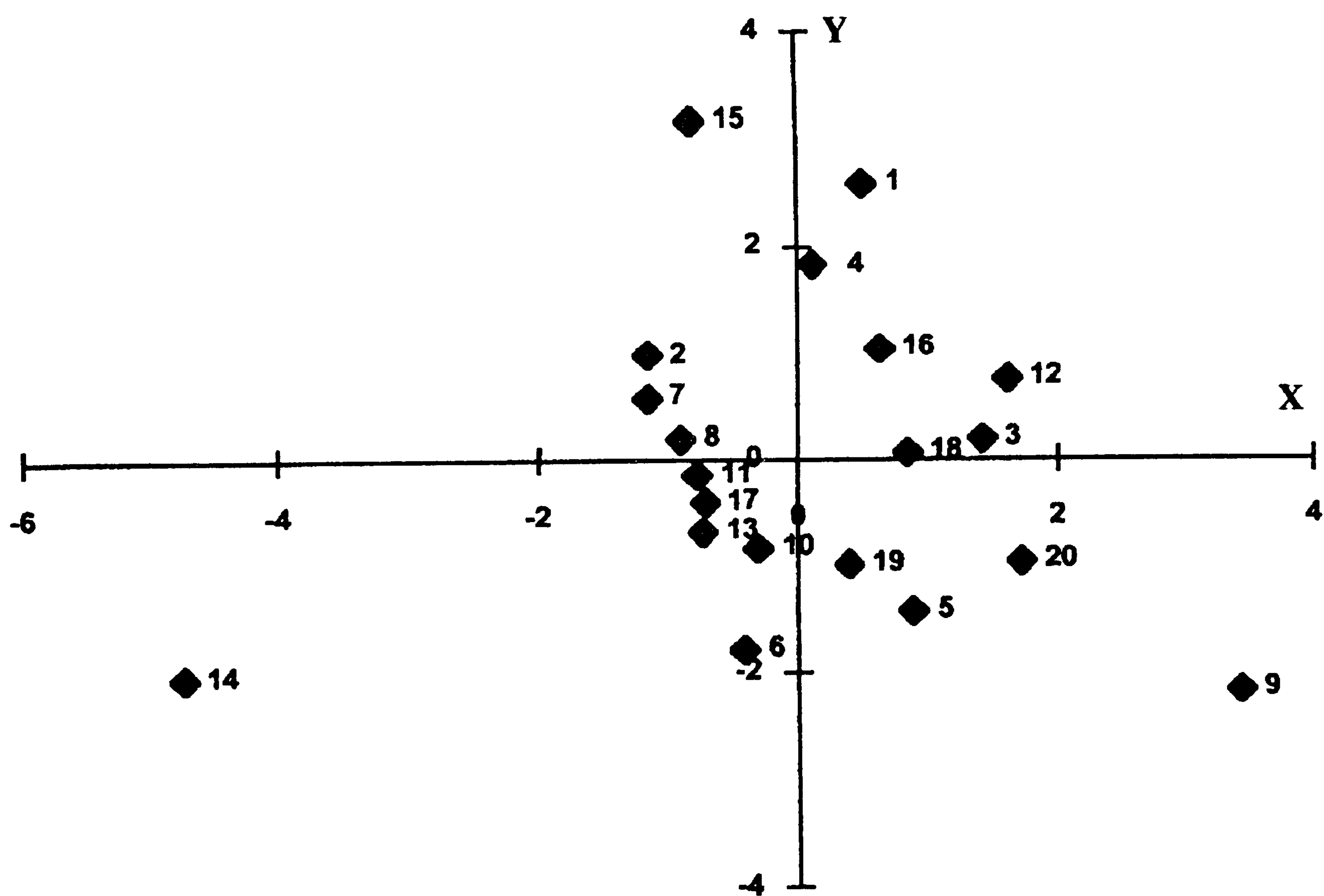


Рис. 2. Распределение видов (на основе коэффициентов вариации девяти экстерьерных признаков) в координатах I (ось X), II (ось Y) главных компонент. Виды: *1* — береговая ласточка; *2* — обыкновенный жулан; *3* — черноголовая славка; *4* — садовая славка; *5* — пеночка-теньковка; *6* — мухоловка-пеструшка; *7* — серая мухоловка; *8* — зарянка; *9* — обыкновенный соловей; *10* — черный дрозд; *11* — белобровик; *12* — певчий дрозд; *13* — большая синица; *14* —обыкновенный поползень; *15* — домовый воробей; *16* — зяблик; *17* — обыкновенная зеленушка; *18* — чиж; *19* — черноголовый щегол; *20* — обыкновенный дубонос

ленное положение на плоскости координат обыкновенного соловья и домового воробья. У первого вида оно обусловливается высокой изменчивостью признаков летательного аппарата, а у второго — высокой изменчивостью отдельных скелетных признаков. Однако мы не можем подчеркнуть какие-либо экологические особенности данных видов, которые могли послужить причиной возрастания изменчивости. Тем более, что рядом с домовым воробьем на плоскости координат находится береговая ласточка — экологически совершенно иной вид. Названные три вида не отличаются широкими нишами, по крайней мере, они существенно уступают в этом отношении таким пластичным видам, как зяблик (*Fringilla coelebs*) и большая синица. В то же время изменчивость последних близка к таковой других менее пластичных видов (обыкновенная зеленушка (*Chloris chloris*), садовая славка). Таким образом, четкой зависимости между экологическими свойствами видов и степенью морфологической изменчивости по совокупности признаков не просматривается. Лишь у некоторых специализированных видов может наблюдаться снижение изменчивости морфологических структур.

Сделанный вывод соответственно распространим и на систематические группы изучаемых воробьиных. Представители разных семейств могут занимать весьма близкое положение на плоскости координат главных компонент, т.е. не различаться по величине изменчивости (белобровик, обыкновенная зеленушка, большая синица). В то же время виды одного семейства или даже рода могут относительно далеко отстоять друг от друга (мухоловка-пеструшка и серая мухоловка (*Muscicapa striata*), черный и певчий дрозды (*Turdus philomelos*)). В. В. Черепанов (1986) сравнивал степень фенотипического полиморфизма по совокупности внешних количественных признаков у 37 видов воробьиных Сибири. Она также оказалась сходной у видов из различных семейств, какие-либо видоспецифические особенности в изменчивости не обнаружены. Все это подтверждает впервые сформулированный А. В. Яблоковым (1966) на примере ластоногих (*Pinnipedia*) вывод об отсутствии зависимости между изменчивостью вида и его систематическим положением.

Имеется один важный аспект, обусловливающий сходство уровня изменчивости специализированных и неспециализированных видов. Он связан с тем, что большая ширина ниши у животных может достигаться двумя путями (Roughgarden, 1972, 1974;

цит. по: К. А. Роговин, 1986; Пианка, 1981). Первый из них реализуется через формирование в популяции высокого фенотипического полиморфизма, где каждая из морф использует определенную часть какого-либо ресурса. Второй путь расширения ниши состоит в том, что каждая особь в популяции становится способной использовать почти весь диапазон ресурса популяции. Результаты нашего сравнения показывают, что у изученных видов воробьиных освоение экологических ниш произошло по второму пути. Об этом свидетельствует как низкая изменчивость внешних морфологических признаков, так и отсутствие четких различий по величине изменчивости между экологически разнородными видами.

Сказанное подтверждается и при рассмотрении изменчивости одной части тела у родственных видов. Так, в величине изменчивости признаков клюва у вьюрковых и домового воробья искомой закономерности не обнаруживается (см. табл. 2). Среди данных видов более широкую пищевую нишу имеют зяблик и домовый воробей. Однако средняя изменчивость длины и высоты клюва у них (3,3 %) ниже или лишь немного выше, чем у более специализированных черноголового щегла (*Carduelis carduelis*) (4,4 %), обыкновенной зеленушки (4,8 %), чижа (*Spinus spinus*) (3,0 %) и обыкновенного дубоноса (3,0 %).

Иное положение складывается у неспециализированных и специализированных по питанию видов дарвиновых вьюрков (Лэк, 1949). У видов с широкой пищевой нишей средняя изменчивость длины и высоты клюва существенно выше (*Geospiza magnirostris* — 7,2 %, *G. fortis* — 8,6 %, *G. conirostris* — 6,4 %), в сравнении со специализированными видами (*Camarhynchus pallidus* — 2,7 %, *C. crassirostris* — 2,7 %, *G. scandens* — 4,8 %). Следовательно, у дарвиновых вьюрков, в отличие от европейских видов, возможен первый из названных выше путей освоения широкой пищевой ниши — за счет высокой индивидуальной изменчивости. Это явление — редкое для птиц, и оно стало возможным благодаря специфическим экологическим условиям островов, заключающимся в отсутствии или слабой конкуренции со стороны более приспособленных к добыванию определенных кормов экологических групп птиц. Понятно, что подобных условий нет в изучаемом нами сообществе европейских лесных воробьиных птиц. Виды занимают здесь хотя и различные по ширине, но четко очерченные трофические ниши, и в смысле уровня

соотносительной специализации в сообществе они близки к специализированным видам дарвиновых вьюрков. Высокой изменчивости величины клювов у трофически пластичных видов дарвиновых вьюрков способствует также сильная положительная корреляция их линейных размеров (см. параграф 3.4).

Таким образом, экологически разнородные виды воробьиных птиц проявляют сходный уровень индивидуальной изменчивости внешних морфологических признаков. Представляется вероятным, что такое положение есть результат действия двух групп факторов — внутренних, связанных с генетическими особенностями, и внешних, обусловливаемых взаимодействиями видов в сообществах.

3.2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОРРЕЛЯЦИЙ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ

Корреляции морфологических признаков рассматриваются нами также на примере птиц отряда воробьинообразных. На основе сходного морфолого-анатомического плана строения у представителей этого отряда в процессе освоения конкретных экологических ниш сформировался достаточно разнообразный внешний облик (Карташев, 1974). Это создает хорошие предпосылки для выяснения экологически обусловленных закономерностей в изменчивости уровня и структуры корреляций внешних морфологических признаков. Также способствуют решению поставленных задач большое видовое разнообразие, высокая численность и широкая распространенность воробьиных птиц.

У всех изученных видов измеряли однородные морфологические признаки, следовательно, видовые корреляционные матрицы у них сходны по составу. Это позволяет рассчитать усредненные корреляции, свойственные воробьиным в целом, помня при этом, что в деталях они могут иметь существенную видовую специфику. Такую обобщенную характеристику корреляций признаков получили путем вычисления средних значений коэффициентов детерминации по всем признакам для самцов 20 видов. В качестве исходных данных использованы матрицы коэффициентов корреляции Пирсона. На основе усредненных матриц коэффициентов детерминации методом подвижного уровня П. В. Терентьева (1960) выявляли корреляционные плеяды. Оказалось, что четкое выражение они получают при уровне сечения корреляционного цилиндра, соответствующем коэффициенту детерминации

0,16 (коэффициент корреляции r = 0,4). При уровне сечения 0,49 (r = 0,7) плеяды уже не видны. На корреляционном кольце (рис. 3) взаимосвязи признаков изображены с учетом их силы в указанных пределах, что способствует более четкому выявлению плеяд.

Воробьинообразные, самцы

Рис. 3. Корреляционные плеяды экстерьерных признаков: *1* — длина крыла; *2* — ширина крыла; *3* — длина предплечья; *4* — ширина клюва; *5* — длина клюва; *6* — высота клюва; *7* — длина киля грудины; *8* — длина голени; *9* — длина цевки; *10* — длина третьего пальца; *11* — длина хвоста; *12* — длина второго пальца; *13* — длина четвертого пальца.
- - - - — $r \geq 0,4$; —— — $r \geq 0,6$

Как видно из рис. 3, у птиц рассматриваемой систематической группы выделяются следующие комплексы наиболее сильно коррелирующих признаков: I плеяда — размеры летательного аппарата (длина крыла (*1*), ширина крыла (*2*), длина хвоста (*11*)); II плеяда — размеры скелетных элементов медианной части передних и задних конечностей (длина предплечья (*3*), длина голени (*8*), длина цевки (*9*)); III плеяда — размеры дистальной части задней конечности (длина второго (*12*), третьего (*10*) и четвертого (*13*) пальцев). При этом между признаками II и III плеяд также имеются связи, хотя и более слабые, но тем не менее указывающие на возможность выделения здесь единой плеяды. Размеры клюва (длина (*5*), высота (*6*), ширина (*4*)) коррелируют слабо, однако и здесь возможно выделение двухпризнаковой плеяды слабой крепости (IV).

Для интерпретации выявленной организации плеяд привлечем понятие морфофункциональной конструкции в понимании

Л. П. Познанина (1976). Данное понятие сформулировано "как комплекс органов, связанный с определенной экологической особенностью организма", в этот комплекс могут входить органы как одной, так и различных систем органов. Взаимосвязи органов оказываются различными в зависимости от принадлежности их к одной или разным морфофункциональным конструкциям. В первом случае они при наличии биологической координации связаны еще и посредством динамической координации, а во втором случае имеет место только биологическая координация (о координациях см. параграф 1.2).

В отношении организации плеяд у воробьинообразных признаки *1*, *2*, *11* принадлежат к локомоторной конструкции, обеспечивающей полет (плеяда I). Признаки *8—10*, *12* и *13* принадлежат к другой локомоторной конструкции, обеспечивающей хождение, лазание и т. п.; здесь формируется плеяда III и частично сюда входит плеяда II. В целом же плеяда II состоит из признаков, относящихся, исходя из данной схемы, к разным конструкциям. Признаки *4*, *6* принадлежат к морфофункциональной конструкции множественного экологического значения (кормодобывание, строительство гнезд, уход за оперением и др.); здесь выделяется плеяда IV. По структуре корреляционных связей первые три плеяды принадлежат к частному случаю типа "сеть" (Терентьев, 1960), которому свойственна наибольшая устойчивость. Корреляция признаков клюва (*4—6*) относится к наименее устойчивому типу — "цепь". Все корреляции в плеядах имеют положительный знак, отрицательные значения встречаются в межплеядных связях.

Таким образом, корреляционные плеяды внешних морфологических признаков у воробьиных птиц, как правило, соответствуют принадлежности данных признаков к определенным морфофункциональным конструкциям. Это указывает на адаптивное значение плеяд, по крайней мере, входящих в опорно-двигательную систему. Видимо, корреляция признаков способствует соблюдению определенных пропорций элементов морфофункциональных конструкций, что необходимо для их оптимального и эффективного функционирования. Сказанное вполне согласуется с установленным на растениях таким общим принципом возникновения корреляционных плеяд (Берг, 1959), как автономизация размеров одних частей от размеров других частей в результате выполнения специфических функций.

В то же время этому противоречит принадлежность к единой плеяде признаков задней и передней конечностей, функции которых у птиц принципиально различны. Среди скелетных элементов передних конечностей птиц в связи с их приспособлением к полету наибольшей трансформации подверглась дистальная часть — кисть. В строении плеча и предплечья происшедшие изменения выражены в гораздо меньшей степени. Можно предположить, что корреляция предплечья с признаками задней конечности досталась птицам "в наследство" от рептилий, что обусловливается малыми эволюционными преобразованиями предплечья. У рептилий, например у ушастой круглоголовки *(Phrinocephalus mystaceus)*, размеры передних и задних конечностей тесно взаимосвязаны (Вельдре, 1964). У птиц потребности в разрыве некоторых существующих у их предков корреляционных связей не возникло или их изменение оказалось невозможным по причине высокой интегрированности соответствующих генных комплексов. Подобное явление описано Е. Б. Поповым (1973) для паука *Pardosa monticola*, у которого достаточно сильно коррелируют размеры хелицер (части ротовых органов, гомологичные конечностям) и размеры самих конечностей. Несмотря на существенные морфологические преобразования хелицер, их функциональная специализация не зашла так далеко, чтобы произошел разрыв корреляций.

Помимо корреляций абсолютных значений признаков, используя те же выборки, получили усредненные значения взаимосвязей индексов признаков. Здесь наиболее сильными корреляциями отличаются отношения 3/1 и 9/1, 7/1 и 9/7 (рис. 4). Эти четыре индекса в совокупности с индексом 9/8 образуют одну сложную корреляционную плеяду типа "сеть" при уровне сечения $r = 0,5$. При более низком уровне сечения ($r = 0,4$) к данной плеяде присоединяются еще индексы 3/8 и 10/9. В отличие от абсолютных значений признаков корреляции индексов могут иметь как положительный, так и отрицательный знак. Обусловливается это, видимо, математическими причинами: в тех случаях, когда в двух коррелирующих индексах один и тот же исходный признак занимает разное положение (делимое или делитель), то связь отрицательна (7/1 и 9/7, 9/8 и 10/9); если же признак в индексах занимает одинаковое положение (все остальные случаи наличия корреляции), то связь положительна.

Воробьинообразные, самцы

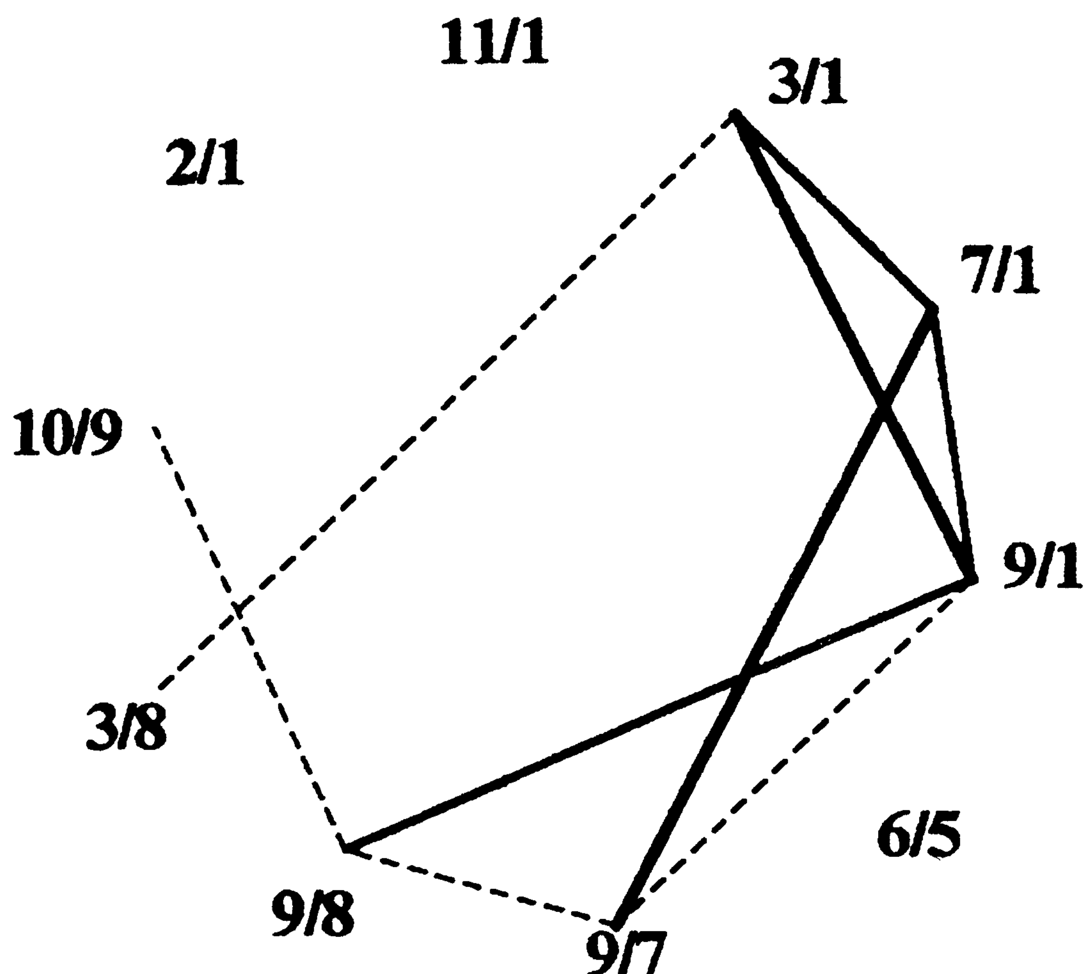


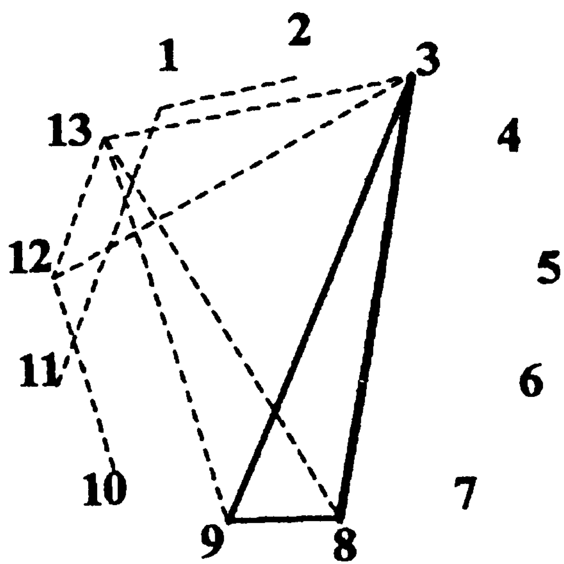
Рис. 4. Корреляционные плеяды индексов экстерьерных признаков.
- - - - — r ≥ 0,4; —— — r ≥ 0,5; —— — r ≥ 0,6

Не входят в выделенную плеяду и не формируют собственную индексы, отражающие пропорции летательного аппарата (2/1 и 11/1 — признаки плеяды I абсолютных значений). Также нет корреляции между индексами, образованными признаками плеяды II по абсолютным значениям (9/8 и 3/8). Следовательно, корреляции индексов характеризуют интегрированность организмов несколько с иной стороны, чем корреляции абсолютных значений морфологических признаков.

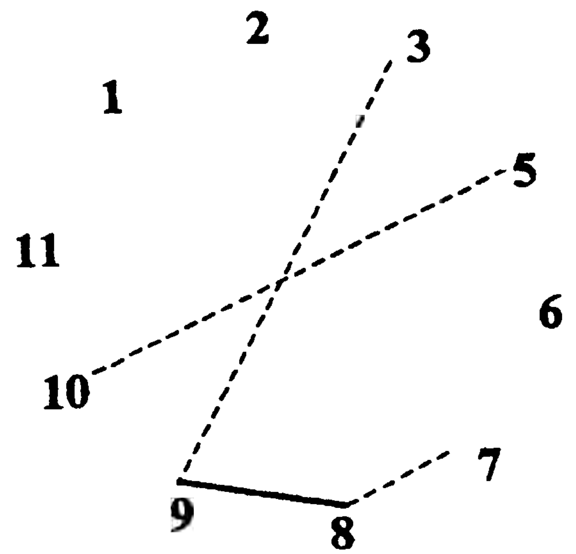
3.3. ОСОБЕННОСТИ КОРРЕЛЯЦИЙ ПРИЗНАКОВ У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ

Структура корреляций признаков у отдельных видов (рис. 5) в той или иной степени отклоняется от представленной выше обобщенной схемы. Почти совпадает она с данной схемой у самцов и самок зяблика, самок большой синицы и домового воробья. Этого нельзя сказать о других выборках. Так, самцы пеночки-теньковки, домового воробья, чижа, обыкновенного дубоноса наряду с корреляциями, свойственными воробьинообразным

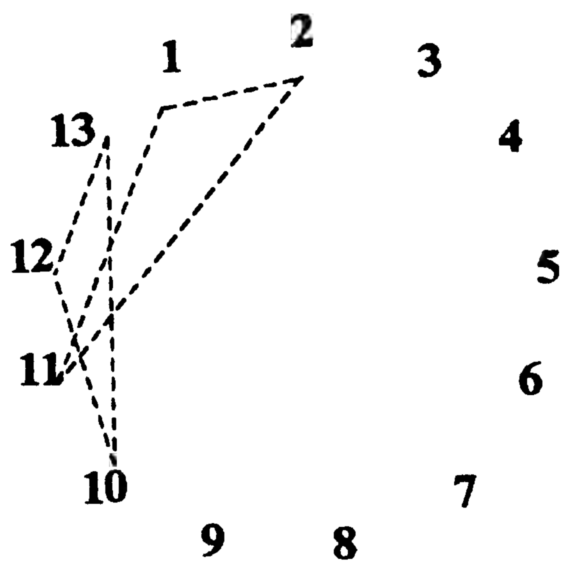
Береговая ласточка, mm



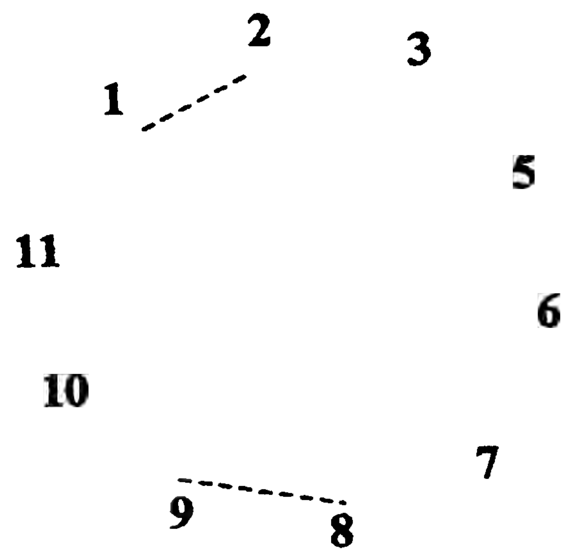
Обыкновенный жулан, mm



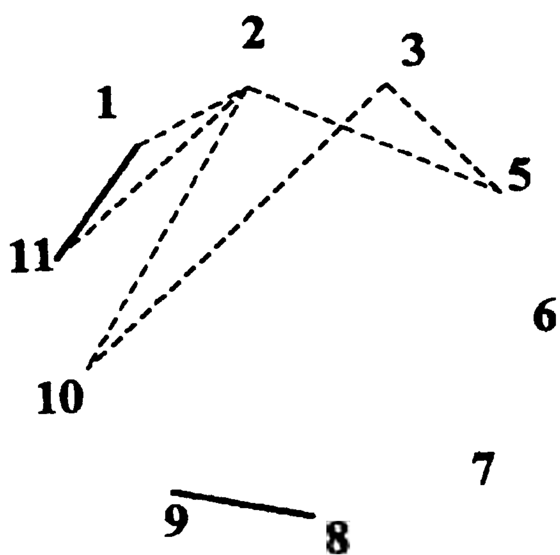
Береговая ласточка, ff



Обыкновенный жулан, ff



Черноголовая славка, mm



Садовая славка, mm

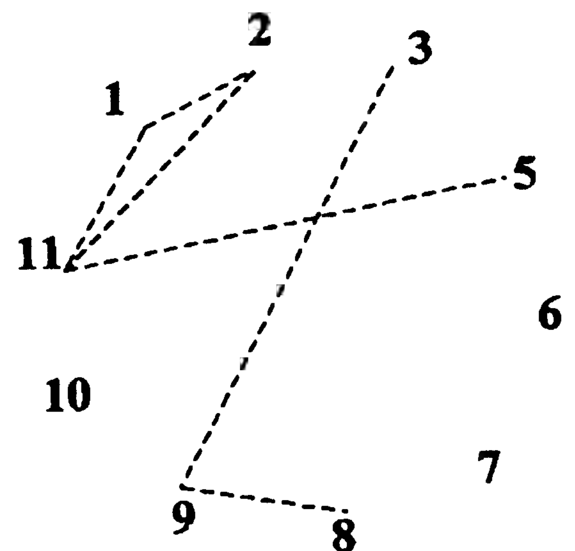
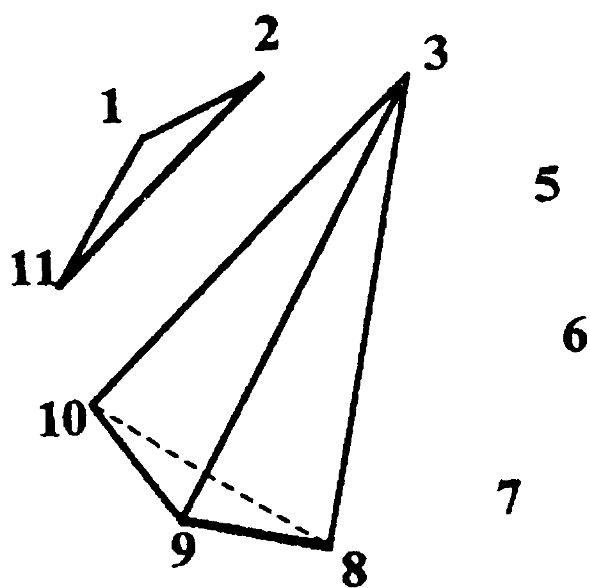
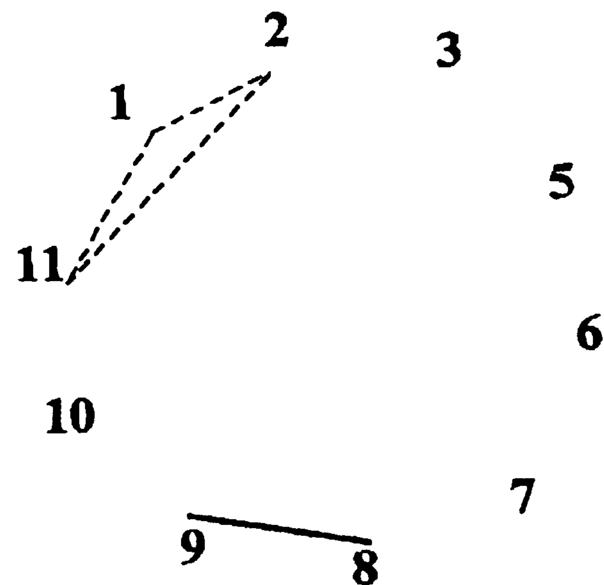


Рис. 5. Корреляционные плеяды экстерьерных признаков у различных видов. mm — самцы; ff — самки. - - - - — $r \geq 0,5$; —— — $r \geq 0,6$; ▬▬ — $r \geq 0,7$

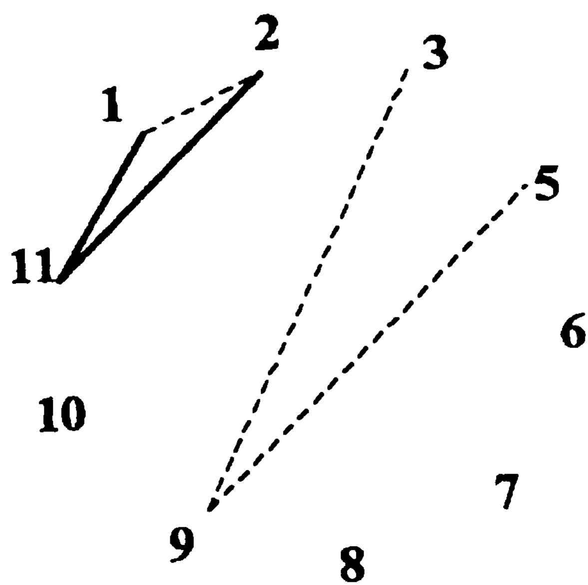
Пеночка-теньковка, mm



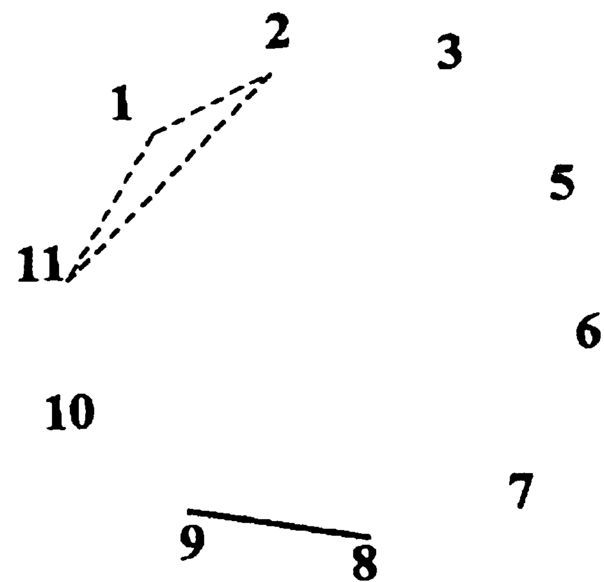
Мухоловка-пеструшка, mm



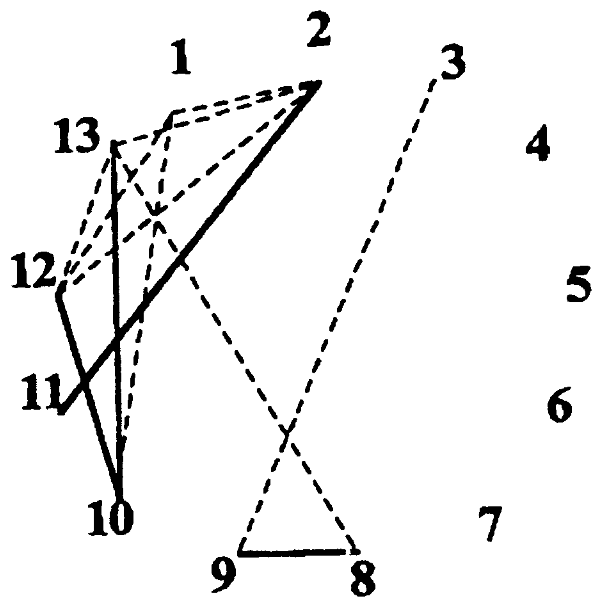
Пеночка-теньковка, ff



Мухоловка-пеструшка, ff



Серая мухоловка, mm



Зарянка, mm

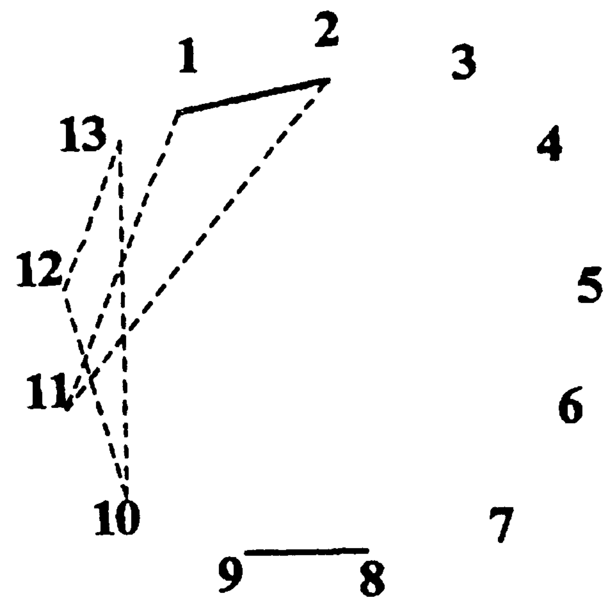
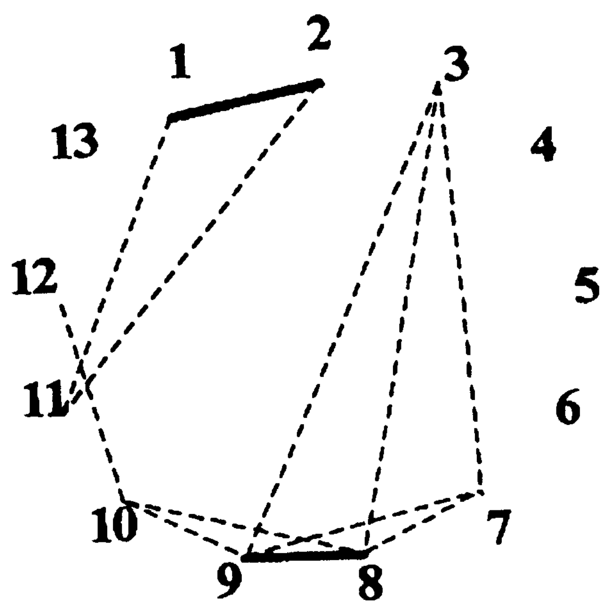
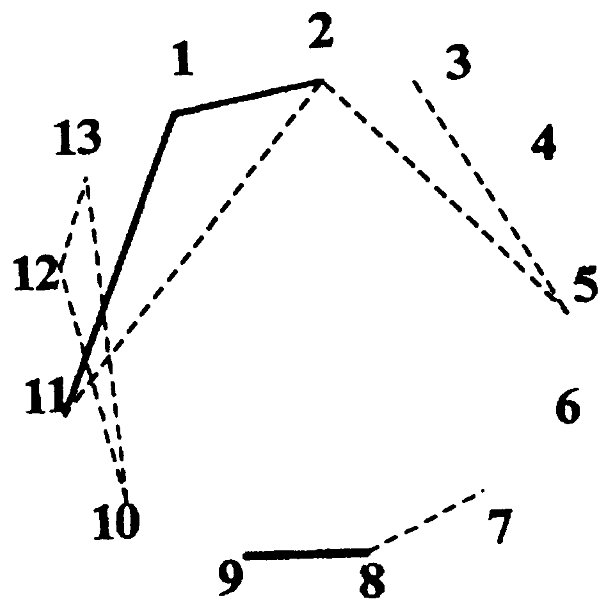


Рис. 5 (п р о д о л ж е н и е)

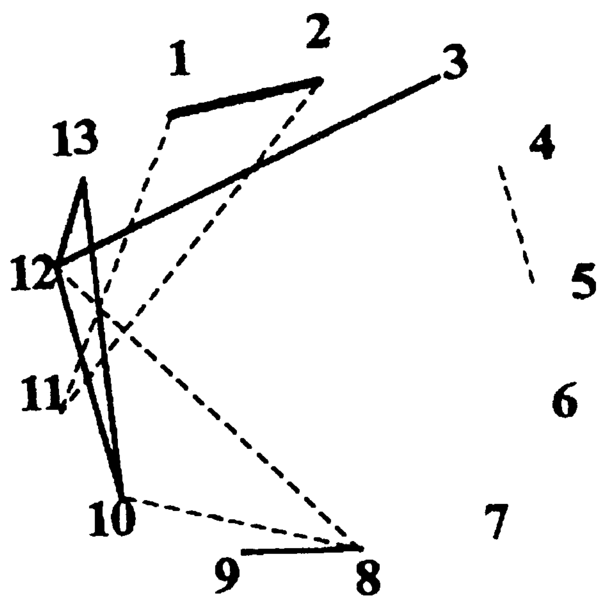
Черный дрозд, mm



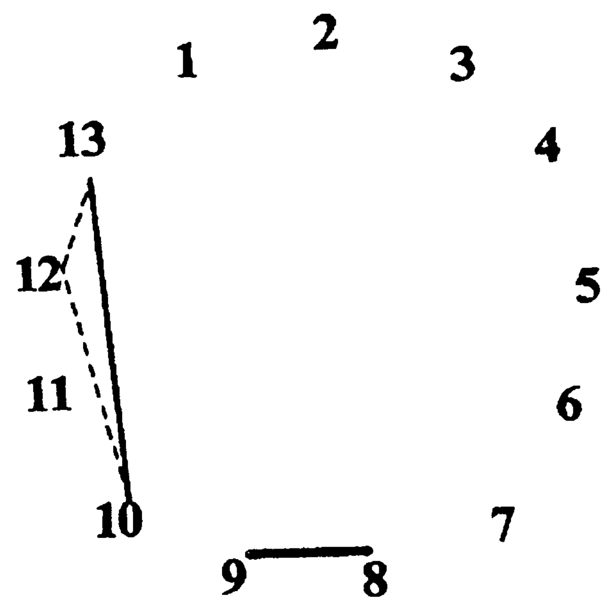
Певчий дрозд, mm



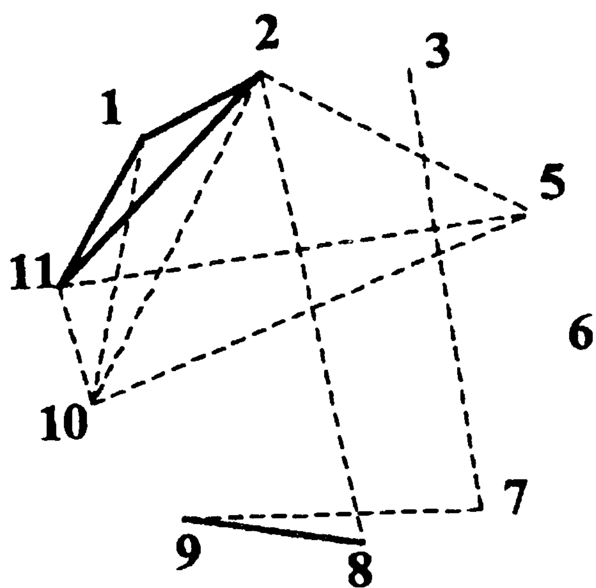
Черный дрозд, ff



Певчий дрозд, ff



Обыкновенный соловей, mm



Белобровик, mm

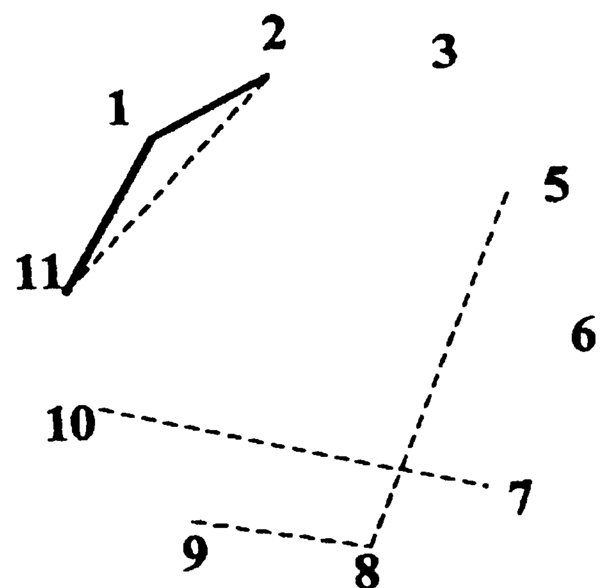
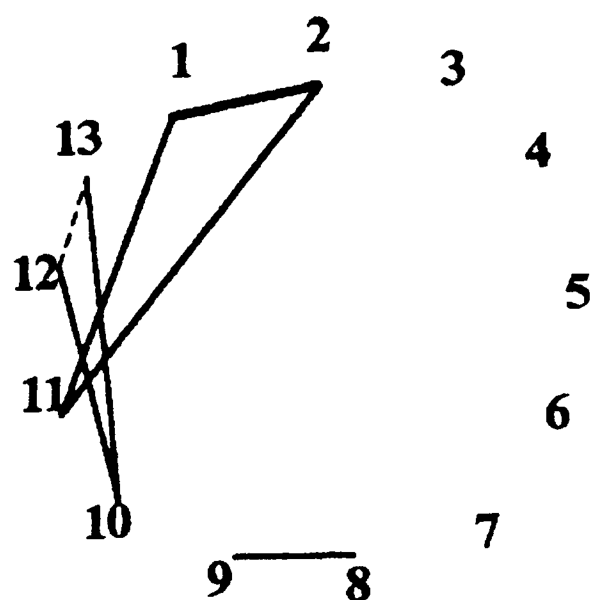
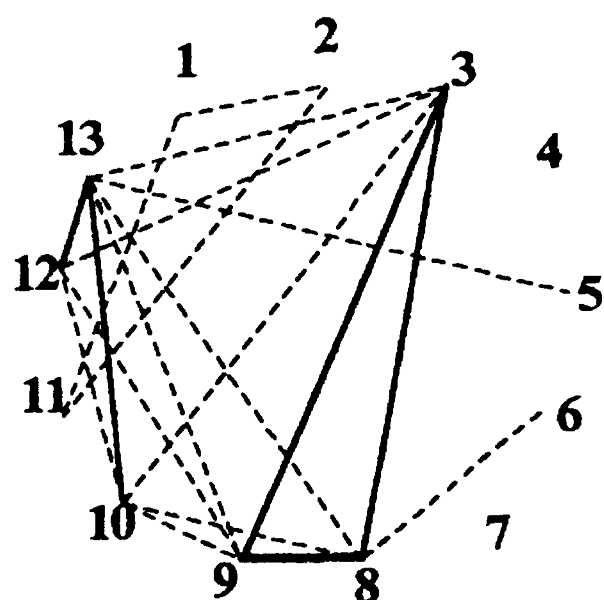


Рис. 5 (п р о д о л ж е н и е)

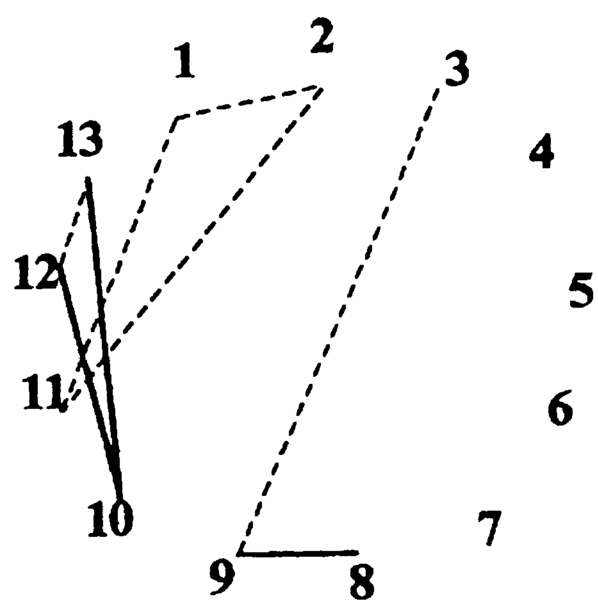
Большая синица, mm



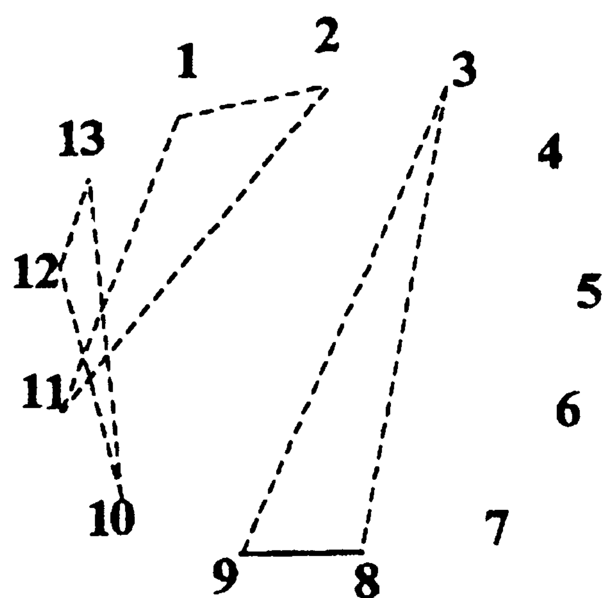
Домовый воробей, mm



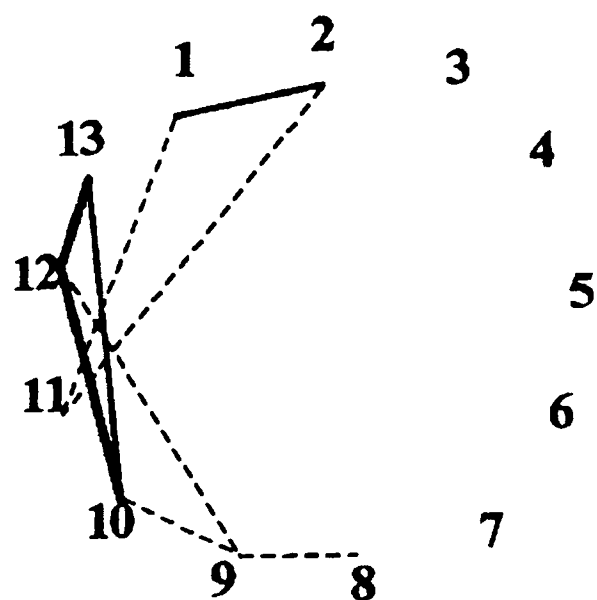
Большая синица, ff



Домовый воробей, ff



Поползень, mm



Зеленушка, mm

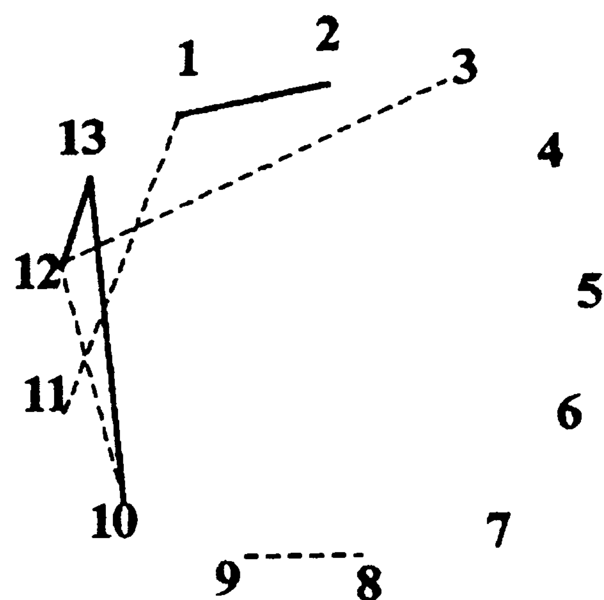
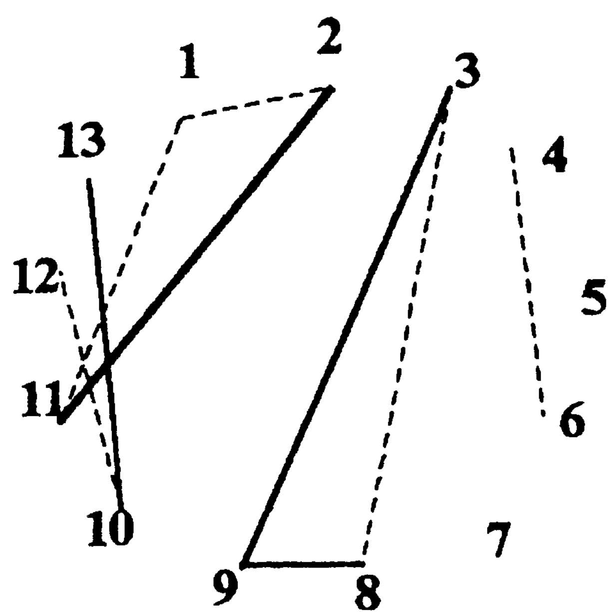
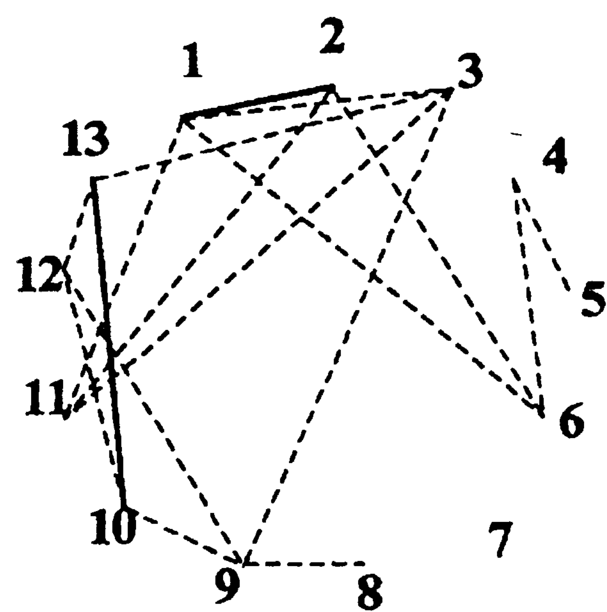
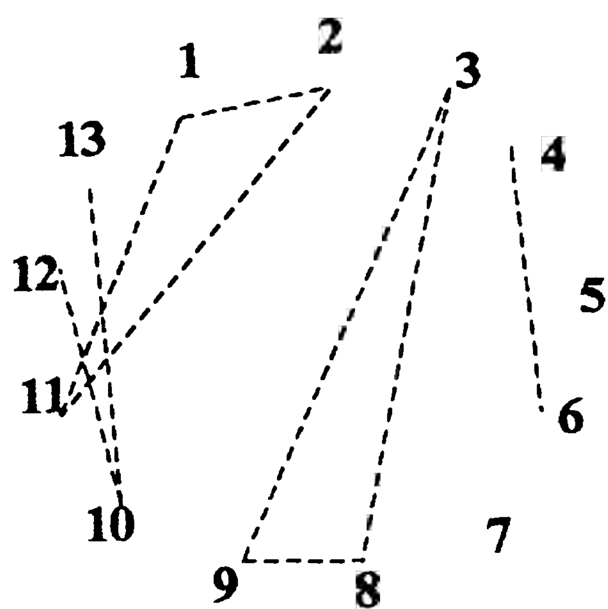
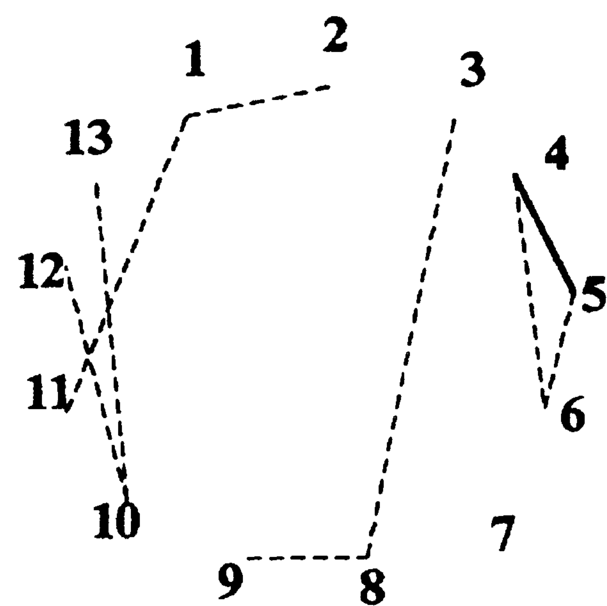


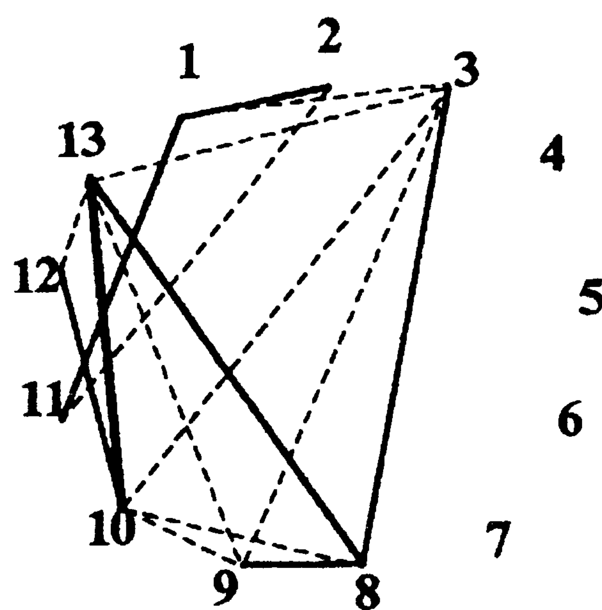
Рис. 5 (п р о д о л ж е н и е)











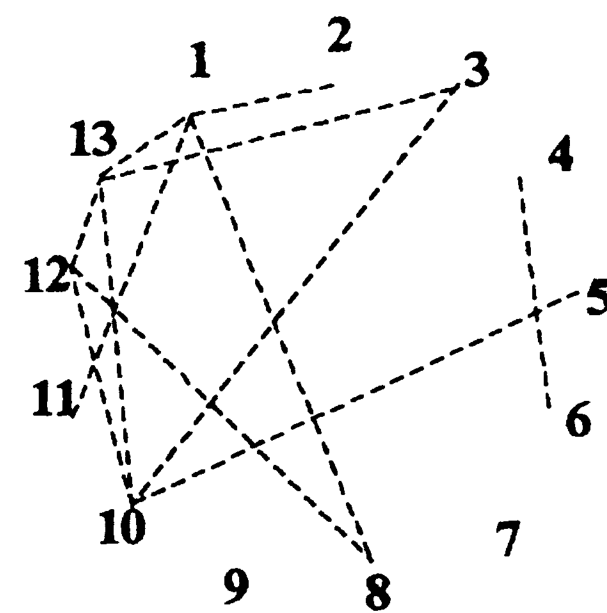


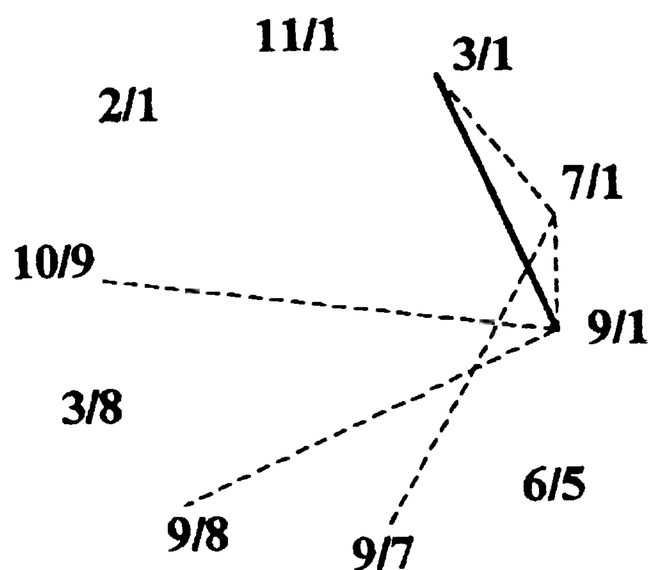
Рис. 5 (о к о н ч а н и е)

в целом, имеют множество иных связей признаков, хотя они зачастую меньшей силы. Последнее также характерно для самцов и самок черного дрозда, самцов серой мухоловки, черноголового щегла. У некоторых видов не выделяется на принятом уровне сечения плеяда II (самцы и самки мухоловки-пеструшки, певчего дрозда, самцы черноголовой славки (*Sylvia atricapilla*), зарянки, обыкновенного соловья, черноголового щегла, самки береговой ласточки и др.).

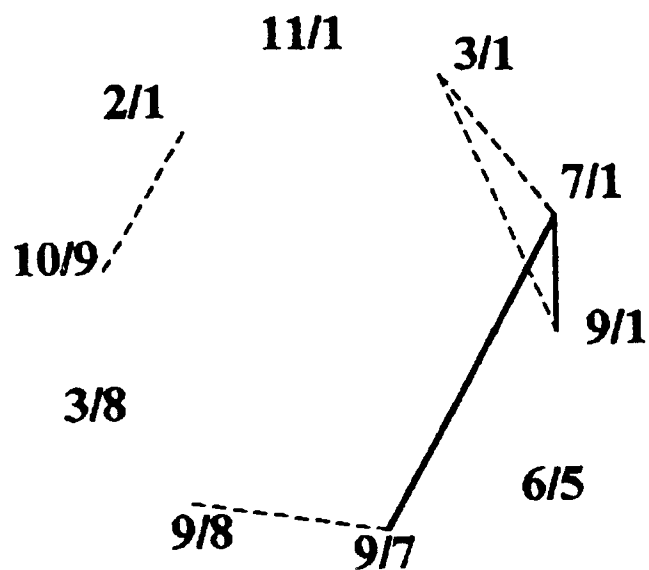
Различная степень сходства корреляционных колец видов с обобщенной схемой наблюдается и по морфологическим индексам (рис. 6). Здесь наиболее близка к усредненным данным структура взаимосвязей у береговой ласточки, певчего дрозда, зяблика, чижа. Заметно отличается она у мухоловки-пеструшки, серой мухоловки, черноголового щегла и некоторых других видов.

Итак, корреляции морфологических признаков и индексов у воробьиных птиц по своим характеристикам проявляют межвидовую изменчивость. Ее эффективное изучение невозможно без применения специальных количественных показателей. Соответствующая методика сравнительного анализа корреляционных матриц разработана Н. С. Ростовой (1985). В качестве меры структурного сходства матриц рекомендуется использовать коэффициент корреляции, т.е. сами матрицы в данном случае приобретают роль переменных величин. Поскольку распределение выборочных коэффициентов корреляции асимметрично, предварительно они подвергаются z-преобразованию Фишера. При сравнении большого числа матриц используется метод главных компонент, их сходство-различие определяется по взаимному расположению в факторном пространстве. Первая главная компонента положительно коррелирует со всеми исходными признаками и интерпретируется как “фактор общности матриц”. Приходящаяся на нее доля дисперсии является количественным показателем сходства всех матриц. Для интерпретации распределения в факторном пространстве корреляционных матриц морфологических признаков и индексов самцов 20 видов воробьиных (рис. 7) необходимо указать на общие особенности расположения переменных величин на плоскости данных координат. Главная из них состоит в том, что наибольшей корреляцией (в нашем случае сходством) обладают переменные (в нашем случае матрицы), находящиеся вдали от начала координат и образующие компактные группы. Во внимание принимается, прежде всего, рас-

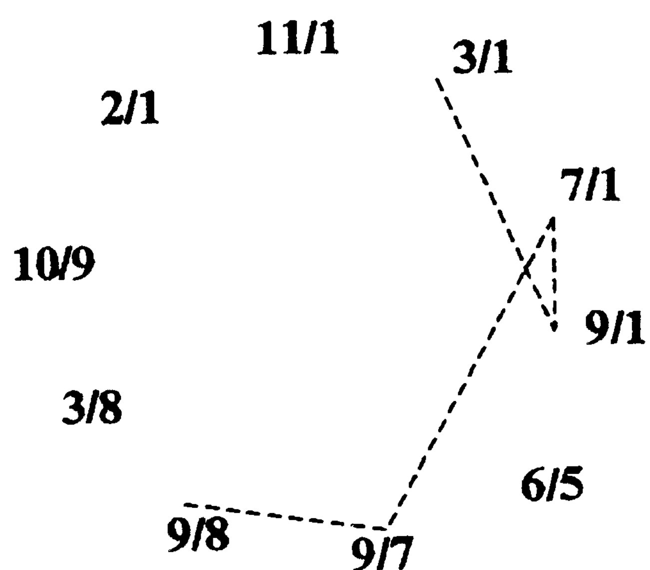
Береговая ласточка, mm



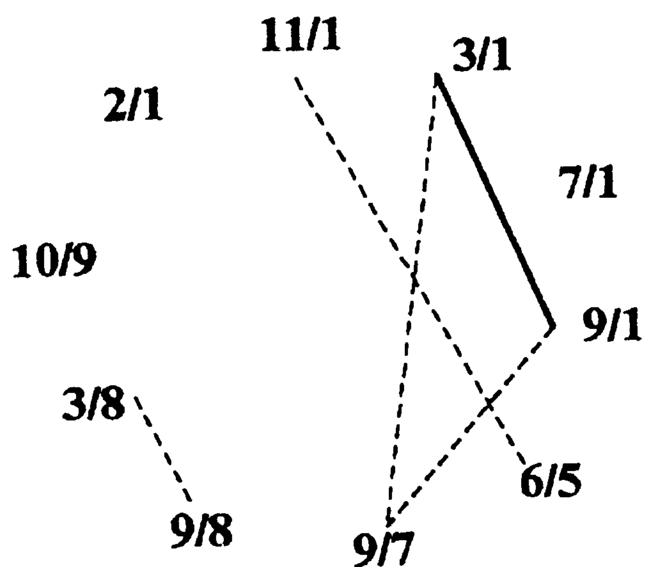
Обыкновенный жулан, mm



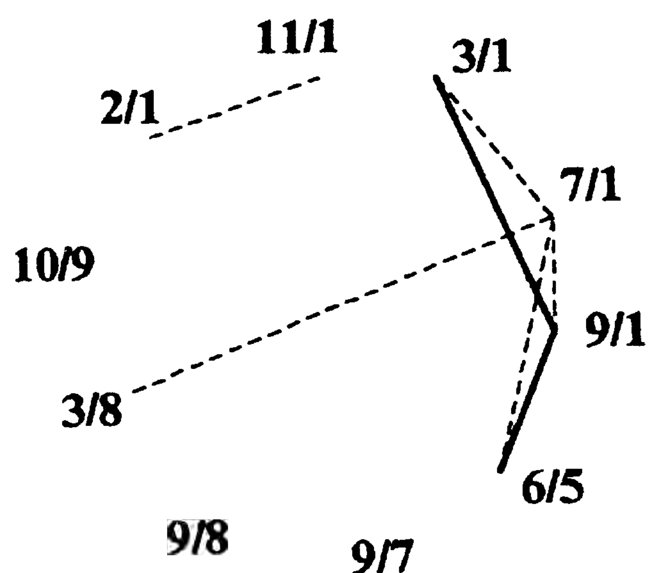
Черноголовая славка, mm



Садовая славка, mm



Пеночка-теньковка, mm



Мухоловка-пеструшка, mm

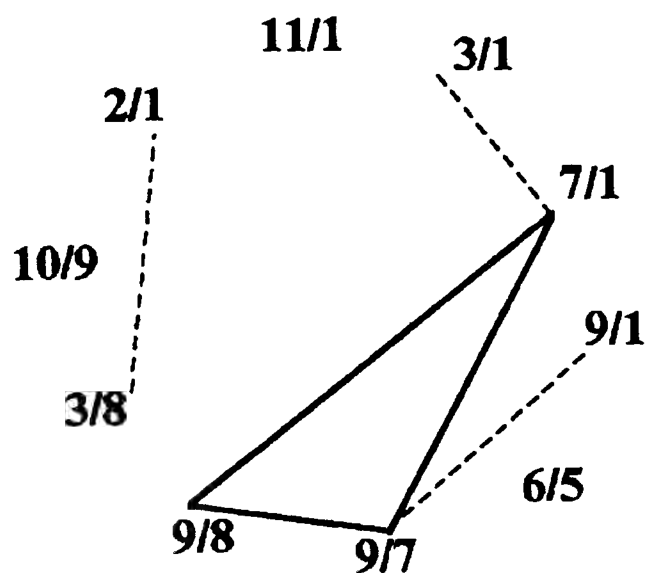
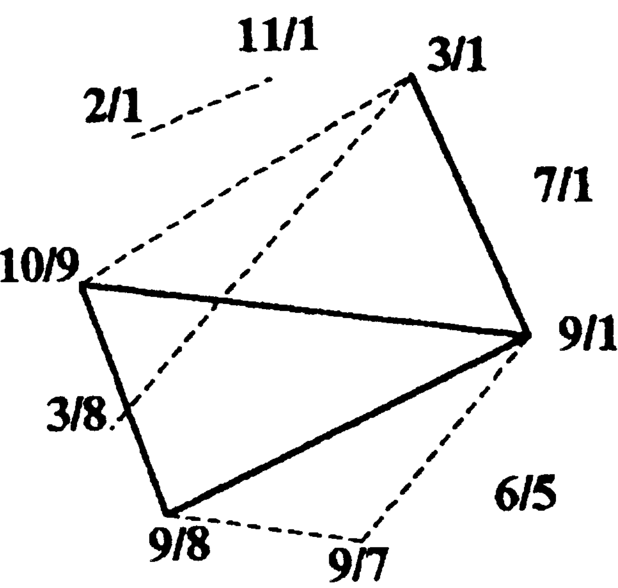


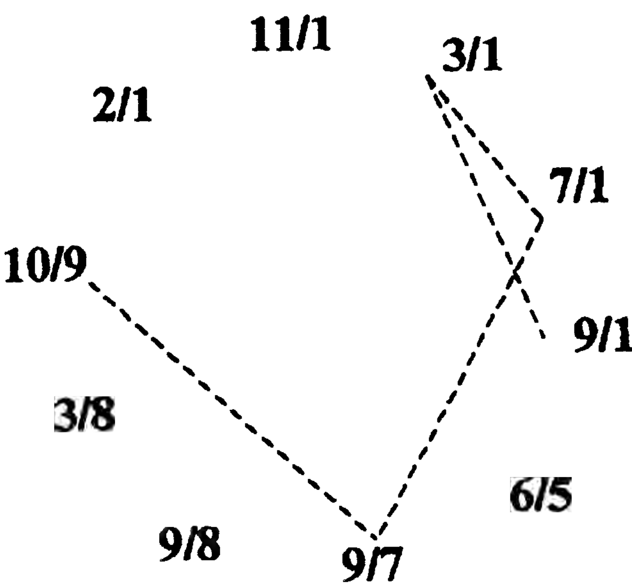
Рис. 6. Корреляционные плеяды индексов экстерьерных признаков у различных видов. mm — самцы; ff — самки.

- - - - — r ≥ 0,5; ——— r ≥ 0,7

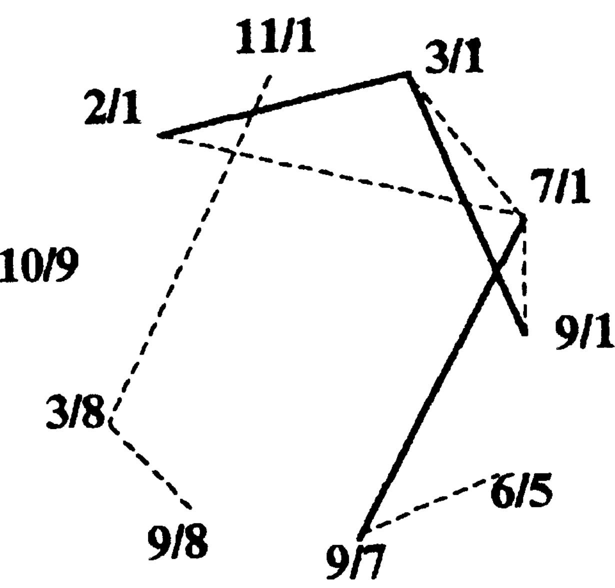
Серая мухоловка, mm



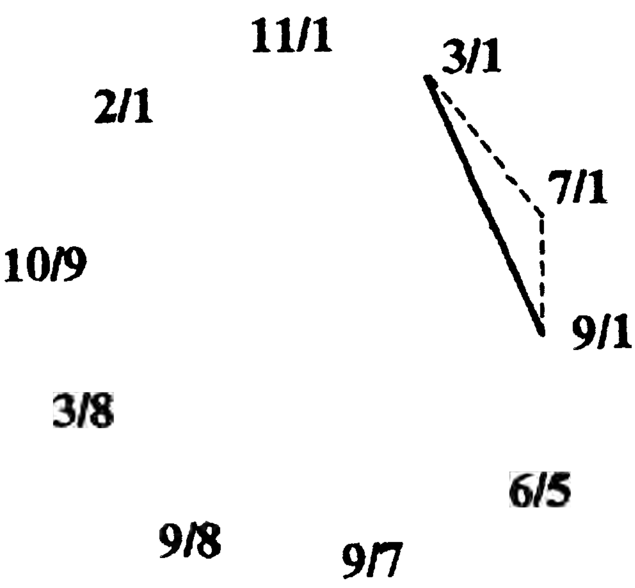
Зарянка, mm



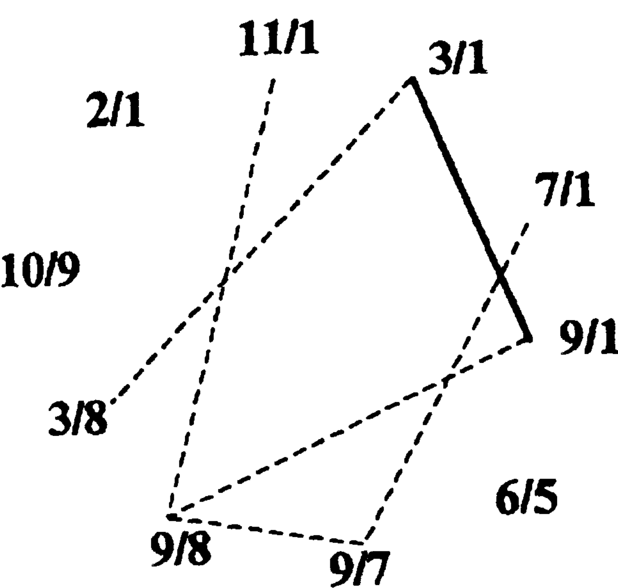
Обыкновенный соловей, mm



Черный дрозд, mm



Белобровик, mm



Певчий дрозд, mm

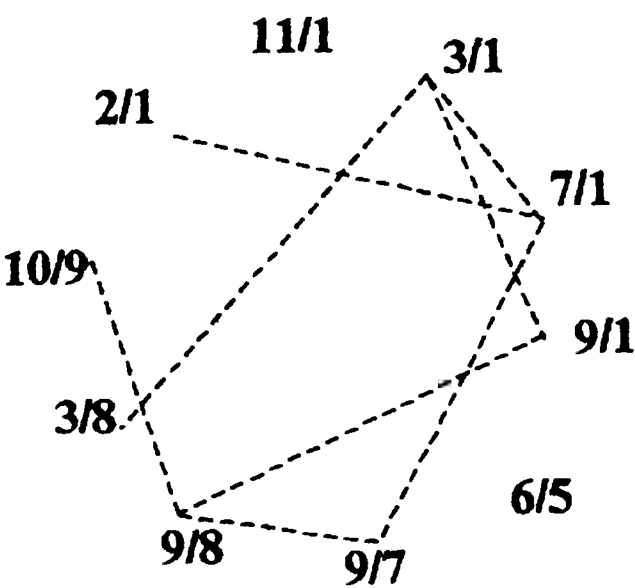
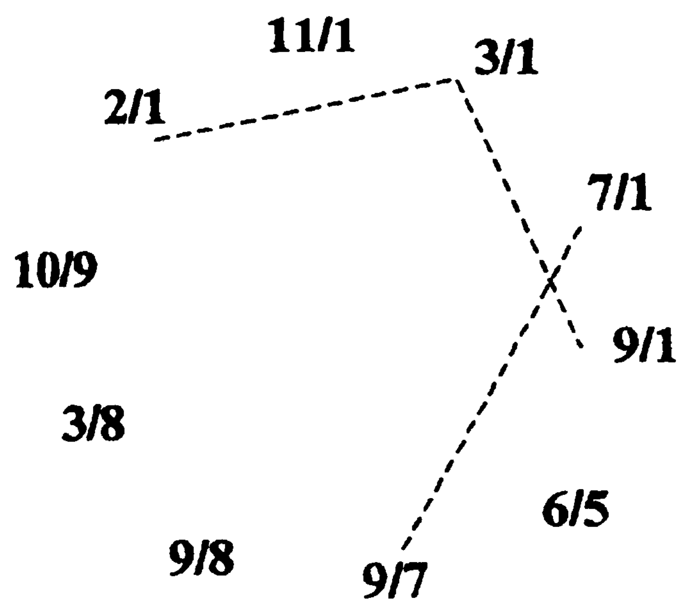
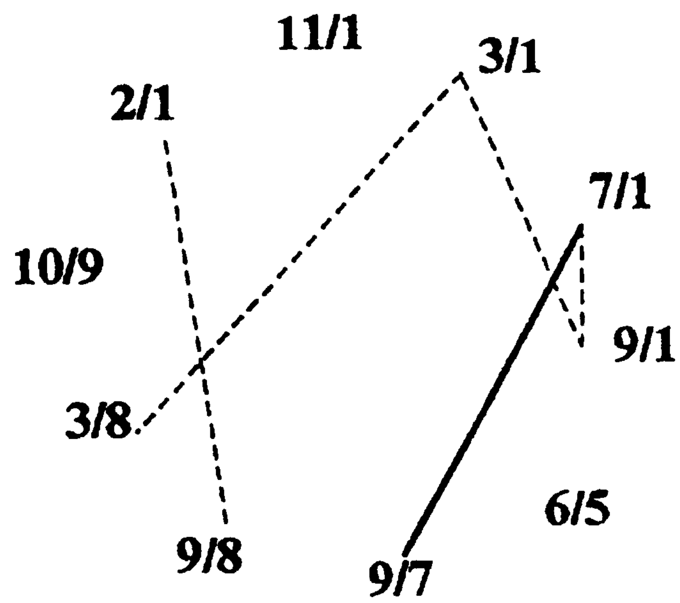
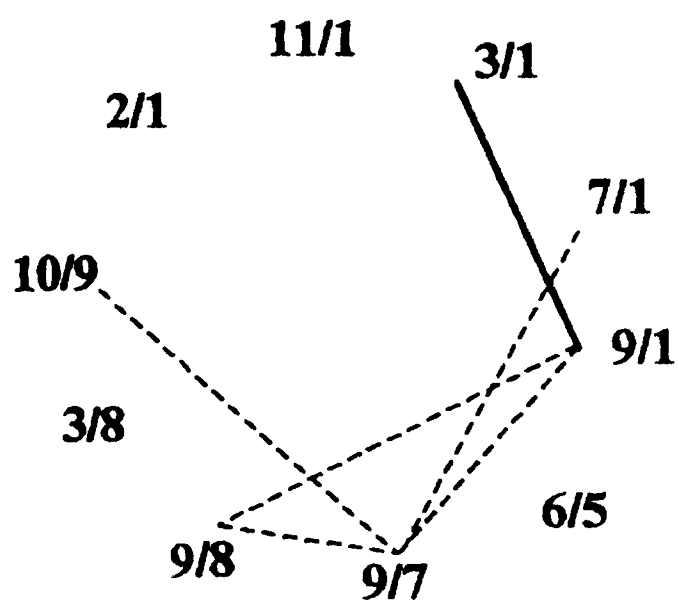
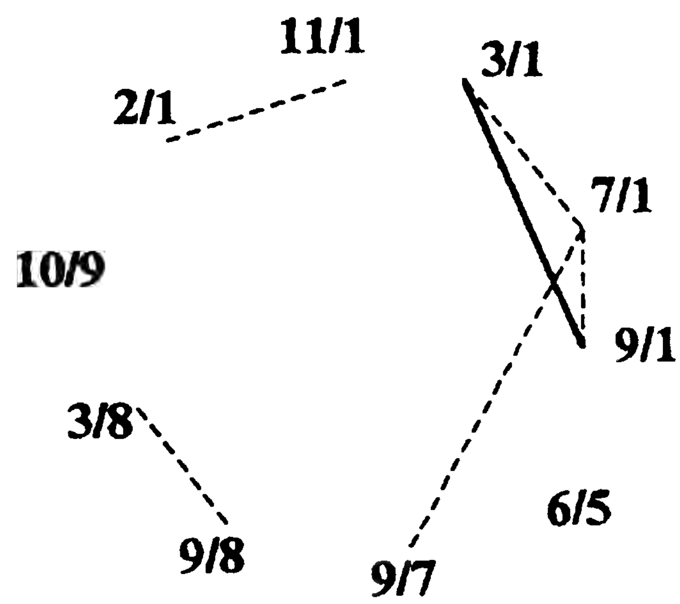


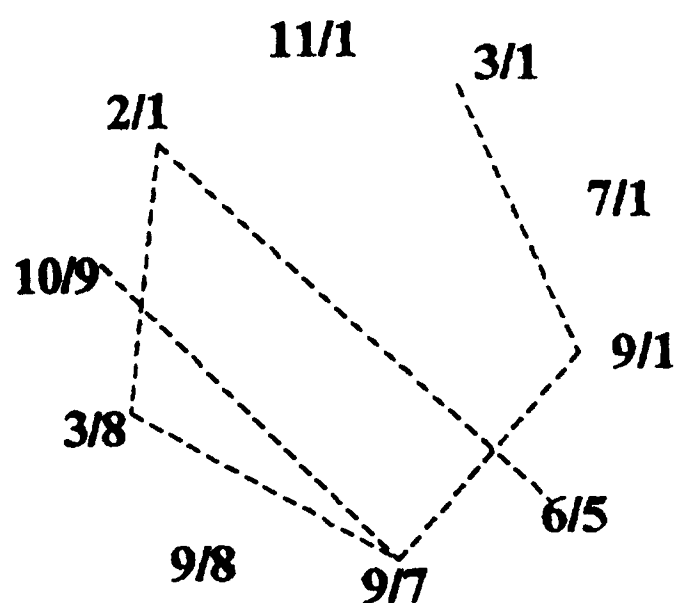
Рис. 6 (продолжение)











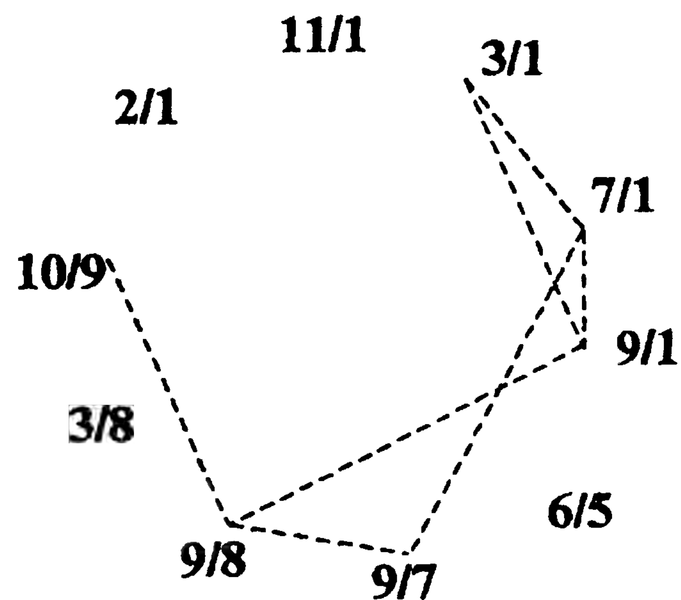


Рис. 6 (п р о д о л ж е н и е)

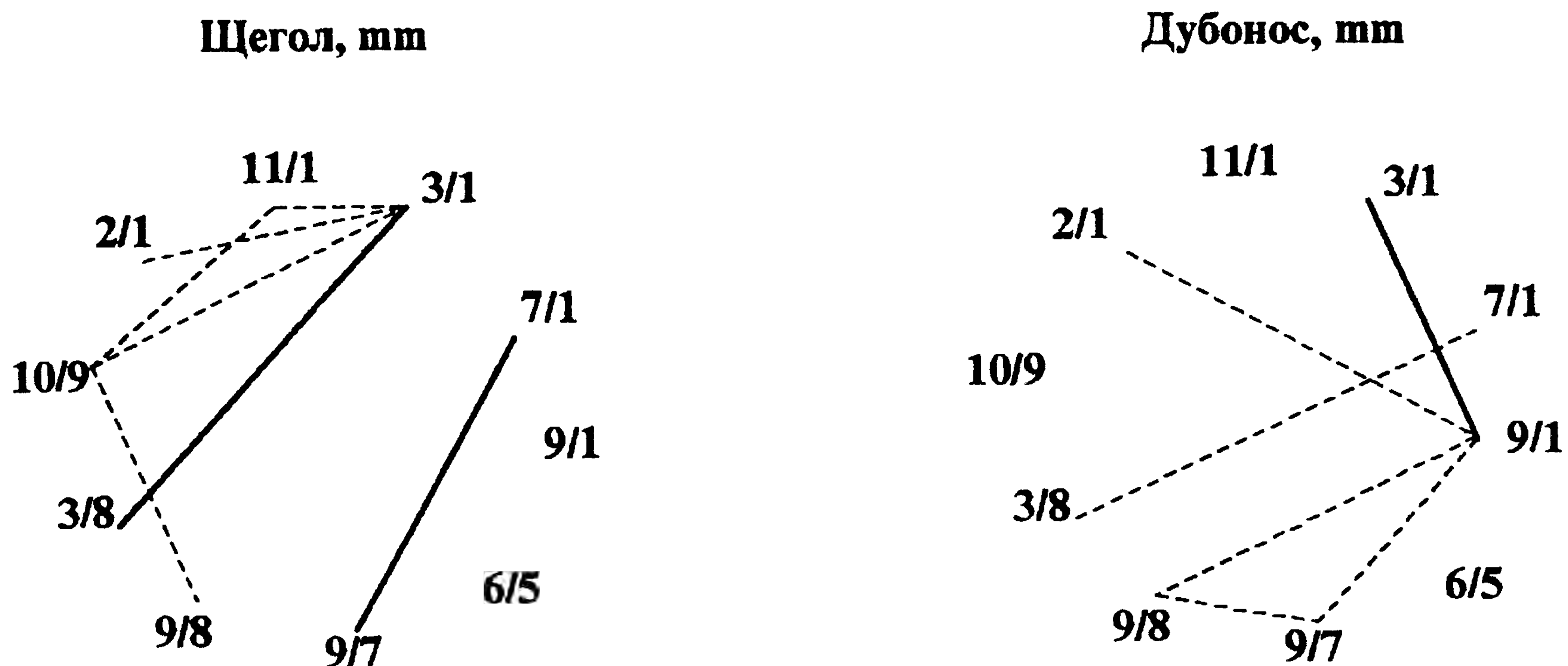


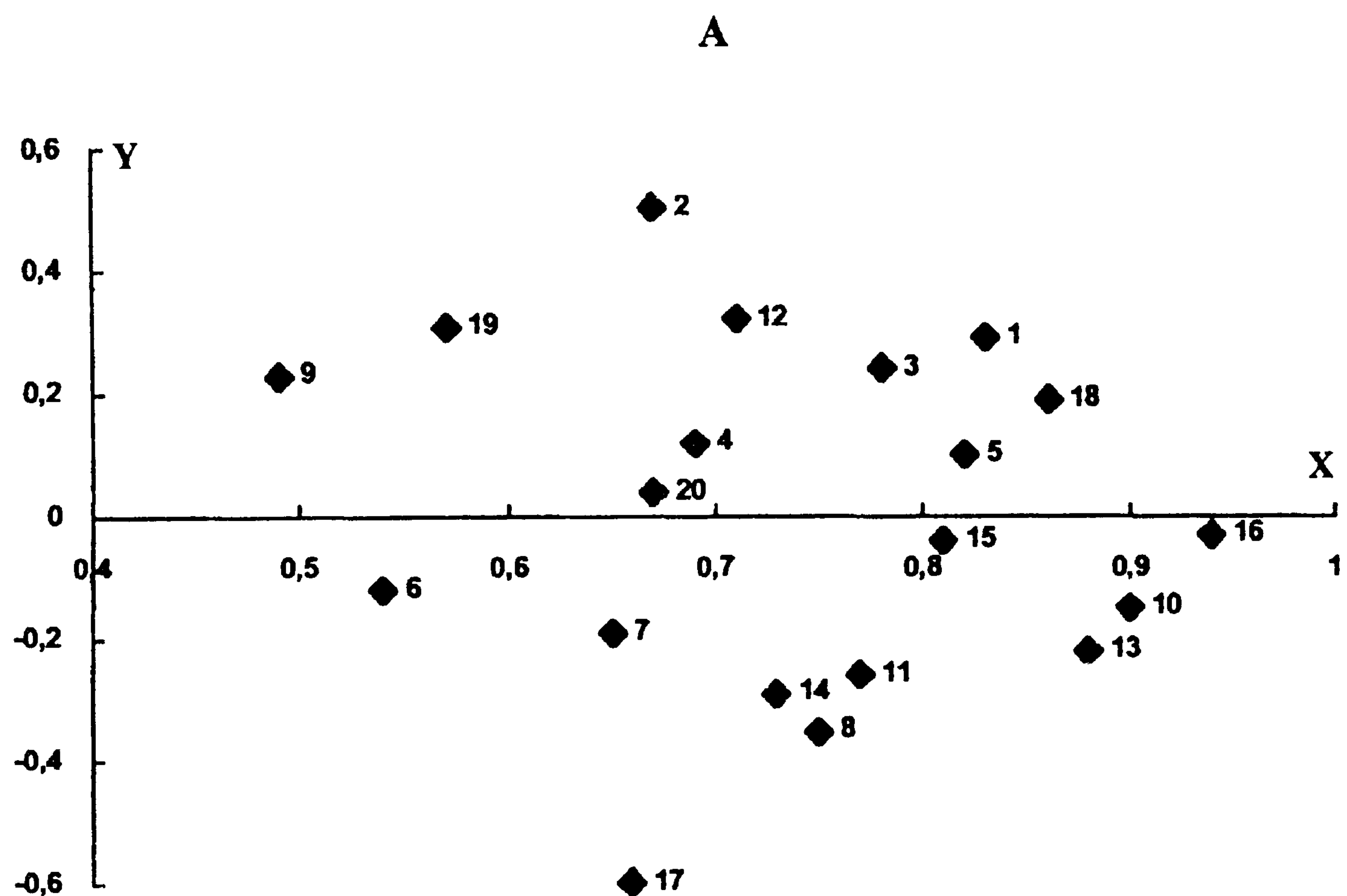
Рис. 6 (окончание)

пределение переменных относительно первого фактора, поскольку первая главная компонента сосредоточивает в себе основную часть дисперсии. По мере приближения к началу координат корреляция снижается как в пределах формирующихся здесь агрегаций, так и по отношению к удаленным группам переменных. В итоге переменные, располагающиеся вблизи нулевой отметки, в наименьшей степени коррелируют между собой и с остальными переменными, дальние же группы переменных сильно коррелируют между собой и в большей мере взаимосвязаны со всеми другими.

Исходя из сказанного, можно заключить, что по своей структуре корреляционные матрицы видов, занимающих правую часть распределения (см. рис. 7), имеют универсальный характер, поскольку они обладают наибольшим сходством со всеми остальными матрицами. По корреляциям абсолютных значений признаков (см. рис. 7, А) в эту группу входят зяблик, черный дрозд и большая синица. Видовые матрицы корреляций признаков из левой части распределения специфичны по отношению друг к другу и ко всем остальным матрицам. В данную группу входят обыкновенный соловей, мухоловка-пеструшка и черноголовый щегол. По корреляциям морфологических индексов (см. рис. 7, Б) универсальной структурой матриц обладают зяблик, певчий дрозд, большая синица и черный дрозд; специфичной — мухоловка-пеструшка, пеночка-теньковка, обыкновенный поползень и черноголовый щегол.

Большинство видов в обоих распределениях имеют достаточ-

А



Б

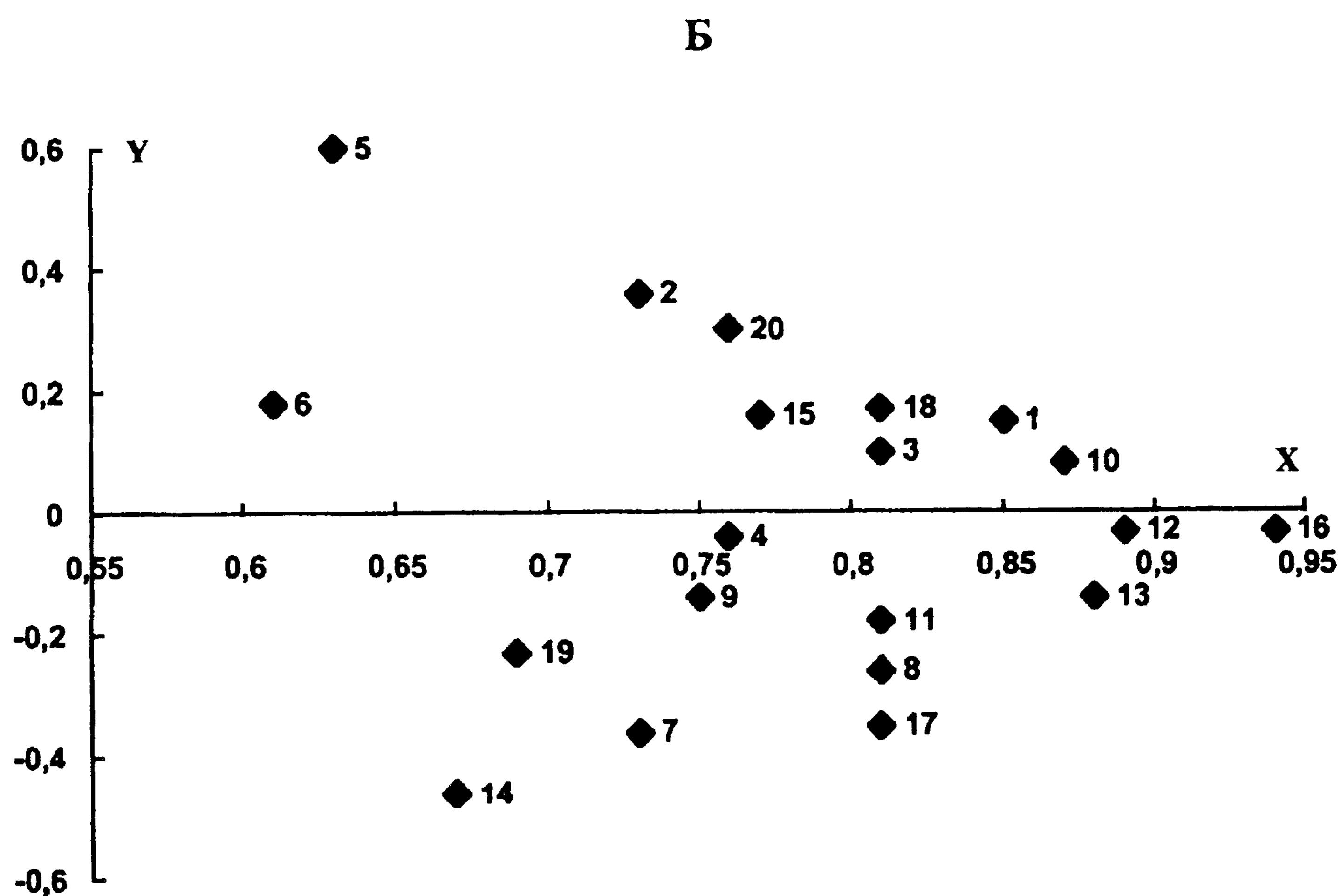


Рис. 7. Факторные нагрузки корреляционных матриц видов на I (ось X), II (ось Y) главные компоненты. А — матрицы абсолютных значений экстерьерных признаков; Б — матрицы значений индексов экстерьерных признаков. Виды (самцы): *1* — береговая ласточка; *2* — обыкновенный жулан; *3* — черноголовая славка; *4* — садовая славка; *5* — пеночка-теньковка; *6* — мухоловка-пеструшка; *7* — серая мухоловка; *8* — зарянка; *9* — обыкновенный соловей; *10* — черный дрозд; *11* — белобровик; *12* — певчий дрозд; *13* — большая синица; *14* — обыкновенный поползень; *15* — домовый воробей; *16* — зяблик; *17* — обыкновенная зеленушка; *18* — чиж; *19* — черноголовый щегол; *20* — обыкновенный дубонос

но сходную структуру корреляций, несмотря на то, что экологически и морфологически они весьма разнородны. Это указывает на принципиальное сходство морфологической интеграции воробьинообразных в целом. Распределение видов не всегда согласуется с их систематическим положением. В одних случаях виды, принадлежащие к одному семейству или роду, достаточно близки по корреляционной структуре признаков (славки, мухоловки) или индексов (дроздовые), в других случаях они заметно различаются (вьюрковые). Доля дисперсии, "захватываемой" первой главной компонентой, по корреляциям признаков составляет 55 %, по корреляциям индексов — 61 %. Такой уровень сходства сравниваемых матриц является высоким для межвидового сравнения, поскольку он соответствует внутривидовому уровню для других биологических объектов (Ростова, 1985).

В то же время четко прослеживается, что правую часть распределений занимают экологически более пластичные виды. Особенно примечателен тот факт, что в данном отношении лидирующее положение принадлежит зяблику — одному из самых многочисленных и широко распространенных видов наших лесов. Понятие экологической пластичности характеризует диапазон изменения какого-либо фактора среды или их совокупности, в пределах которого вид способен нормально существовать. Степень пластичности можно определить по отношению к множеству факторов, однако важнейшими для межвидового сравнения птиц одного таксона или сообщества, видимо, является степень эвритопности и эврифагии. Разнообразие заселяемых биотопов и состава потребляемых кормов оказывает сильное влияние на комплекс выполняемых птицами движений, эффективность которых может зависеть от корреляции частей тела или их элементов.

Рассмотрим в этом аспекте некоторые виды птиц, которые находятся по краям анализируемых распределений. Зяблик и большая синица служат ярким примером эвритопности, в пределах своих ареалов они встречаются везде, где есть хотя какая-либо древесная растительность (Бёме, 1954; Воинственский, 1954). Весьма широк и спектр кормов у данных видов. Зяблик среди европейских вьюрковых, для которых в целом свойственна зерноядность, является наиболее насекомоядной птицей (Мальчевский, 1959), потребляя при этом разнообразную растительную пищу. Большая синица — типичный насекомоядный вид, однако легко может переключаться на корма растительно-

го происхождения. Достаточно большой набор местообитаний у черного и певчего дроздов, а в состав их пищи в норме входят как растительные, так и животные корма (Гладков, 1954). Среди видов, обладающих специфичной структурой корреляций, остановимся сначала на черноголовом щегле. В отличие от родственного ему зяблика этот вид не проникает в сплошные высокополнотные лесные массивы, а гнездится лишь по их опушкам и в светлых рощах. По характеру питания он принадлежит почти исключительно к зерноядным птицам, а попадающиеся в его рационе беспозвоночные, что важно подчеркнуть, собираются с тех же травянистых растений, что и семена (Мальчевский, 1959). Мухоловка-пеструшка — достаточно эвритопный вид, но для него характерна относительно высокая степень специализации в отношении состава пищи и способов ее добывания. Обыкновенный соловей биотопически приурочен только к влажным местообитаниям с наличием густого кустарника, питается исключительно беспозвоночными, т.е. он явно уступает в пластичности дроздам.

Анализ экологической пластичности птиц — тема отдельного и сложного исследования, тем более, что даже стенобионтные виды в нестандартных ситуациях проявляют совершенно неожиданные элементы кормового и гнездостроительного поведения (Новиков, 1957). Однако проведенное выше даже приблизительное сравнение отдельных видов свидетельствует об их существенных различиях по степени эврибионтности. При этом пластичным видам свойственна более универсальная, как бы усредненная, структура корреляций морфологических признаков и индексов. Это может быть обусловлено тем, что они имеют более сложный комплекс взаимодействий с внешней средой. Многообразие экологических связей требует наличия универсально организованной структуры корреляций.

Силу корреляционных связей в матрице или отдельных плеядах отражают средние значения соответствующих коэффициентов детерминации (Ростова,1985). Их статистические распределения, рассчитанные для 20 видов, соответствуют нормальному (рис. 8). В плеяде I (размеры летательного аппарата) коэффициент детерминации у различных видов варьирует от 0,27 до 0,64, при среднем значении 0,44 ± 0,02. Почти такой же средний уровень связи свойствен плеяде III (0,45 ± 0,03, лимиты — 0,29 и 0,69), а в плеяде II он немного ниже (0,36 ± 0,04, лимиты — 0,12

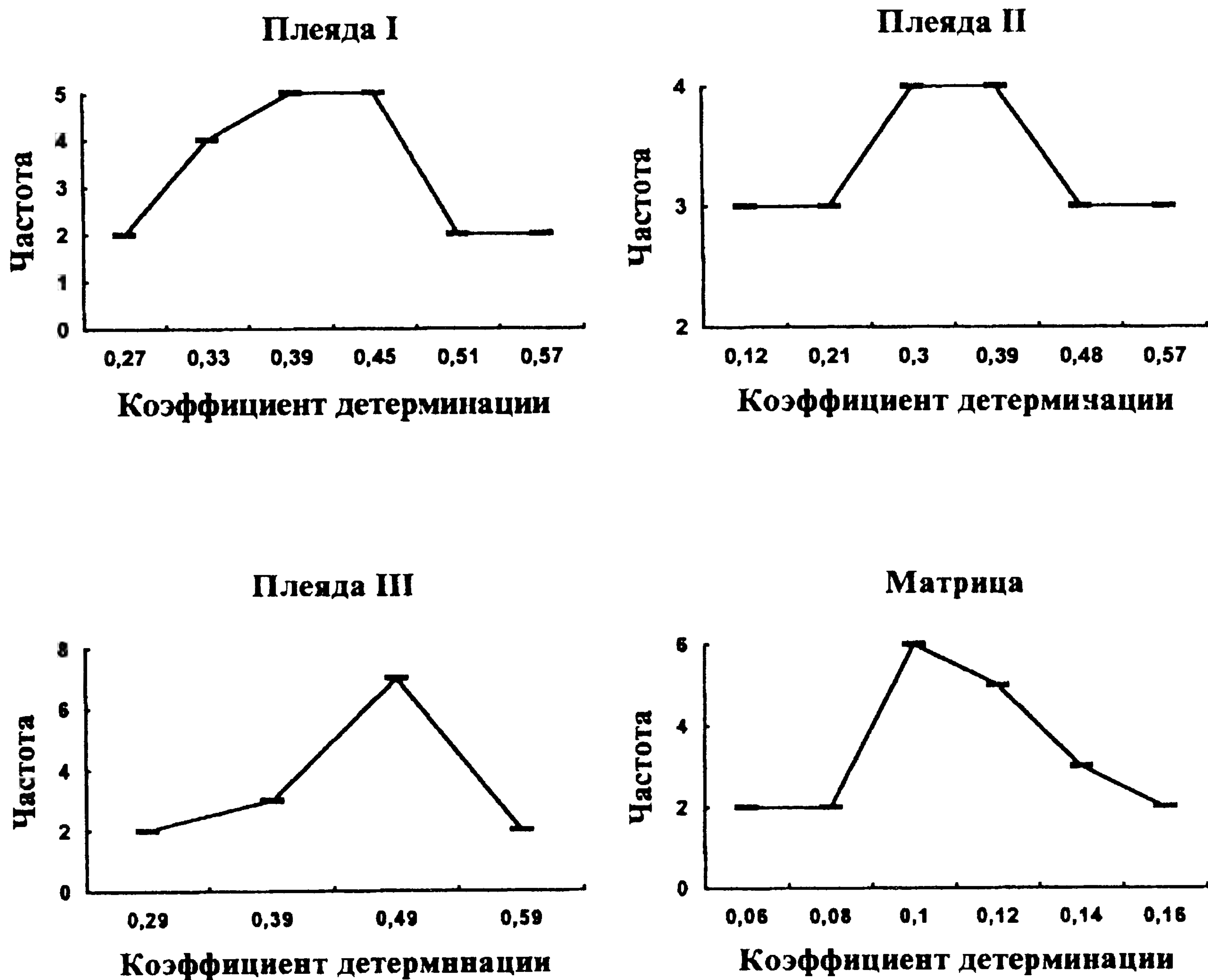


Рис. 8. Статистические распределения коэффициента детерминации в отдельных плеядах и полных матрицах корреляций экстерьерных признаков у воробьиных птиц

и 0,64). Обращают на себя внимание весьма низкие значения коэффициентов детерминации для полных матриц: минимальное — 0,06, максимальное — 0,17, среднее значение составляет 0,12 ± ± 0,01. Это происходит вследствие того, что большинство связей в матрицах являются межплеядными, для которых характерен низкий уровень.

Межвидовая изменчивость детерминации признаков в отдельных плеядах должна иметь свои морфологически обусловленные причины, связанные, в свою очередь, с видовыми экологическими особенностями. Одной из достаточно легко интерпретируемых является изменчивость размерных признаков и индексов крыла и хвоста, поскольку им в наибольшей мере свойственна монофункциональность. Рассматриваемые виды птиц существенно различаются по пропорциям частей летательного аппарата, наиболее важными из которых являются острота крыла (отношение ширины крыла к его длине (Тугаринов, 1946)) и относитель-

ная длина хвоста (отношение длины хвоста к длине крыла). Наряду с упомянутым существует еще несколько способов вычисления остроты или формы крыла (Гладков, 1935; Цвелых, 1983; Левин и др., 1991), которые обладают различной разрешающей способностью. Однако во всех случаях неизменно справедливым остается выделение у птиц двух основных типов крыла (Дементьев, 1940) — широкого и удлиненного. Из воробьинообразных удлиненный тип крыла свойствен семейству ласточковых, а все остальные имеют широкий тип.

Острое и длинное крыло улучшает скоростные качества птицы, а закругленное и короткое повышает способность к маневрированию (Штегман, 1961). Считается установленным, что внутривидовые биологические группы птиц (подвиды, половые, возрастные), имеющие более высокую миграционную активность, отличаются большей острокрылостью (Гладков, 1935; Потапов, 1967; Цвелых, Дядичева, 1986; Цвелых, Горошко, 1991; Горошко и др., 1992). Данная закономерность известна как правило Сибома (Дементьев, 1940). Помимо скорости для многих видов птиц важна маневренность полета, которая, наряду с формой крыла, зависит еще от относительной длины хвоста, выполняющего функцию руля. Чем относительно более длинным хвостом обладает тот или иной вид, тем выше его способность к маневренному полету. Особенно важен маневренный полет для многих видов лесных птиц, которым приходится летать среди ветвей деревьев, и именно они имеют удлиненный хвост и короткие широкие крылья (Шестакова, 1971).

К сказанному следует добавить, что энергетическая стоимость полета очень высока и на ее динамику сильнейшее влияние оказывают пропорции летательного аппарата. При этом различия видов по ним в общем определяются занимаемой экологической нишей. Те виды, которые для поддержания своей жизнедеятельности вынуждены долгое время находиться в воздухе, имеют эффективный летательный аппарат. Среди воробьиных наиболее адаптированы к экономному полету ласточки, что связано с особенностями кормодобывания. Остальные виды имеют избыточную мощность полета, т.е. энергетические затраты на полет у них непропорционально высоки, однако их морфологические особенности позволяют им реализовать другие формы двигательной активности, недоступные ласточкам (Дольник, 1995).

Сопряженная изменчивость размерных признаков летательного аппарата обеспечивает сохранение его оптимальных пропорций. Можно предположить, что у птиц с различным морфологическим обликом роль корреляций в поддержании пропорций неодинакова. Рассмотрим взаимосвязь между остротой крыла и средней детерминированностью признаков крыла и хвоста (рис. 9). На плоскости координат почти все виды относительно оси абцисс расположены компактной группой, т.е. они характеризуются сравнительно близкими значениями остроты крыла при заметном варьировании среднего коэффициента детерминации. Исключением является береговая ласточка, ей на плоскости соответствует крайняя левая точка, т.е. данный вид имеет наиболее острое крыло и одно из самых низких значений коэффициента детерминации. Именно такое положение береговой ласточки в основном и обусловливает корреляцию анализируемых переменных.

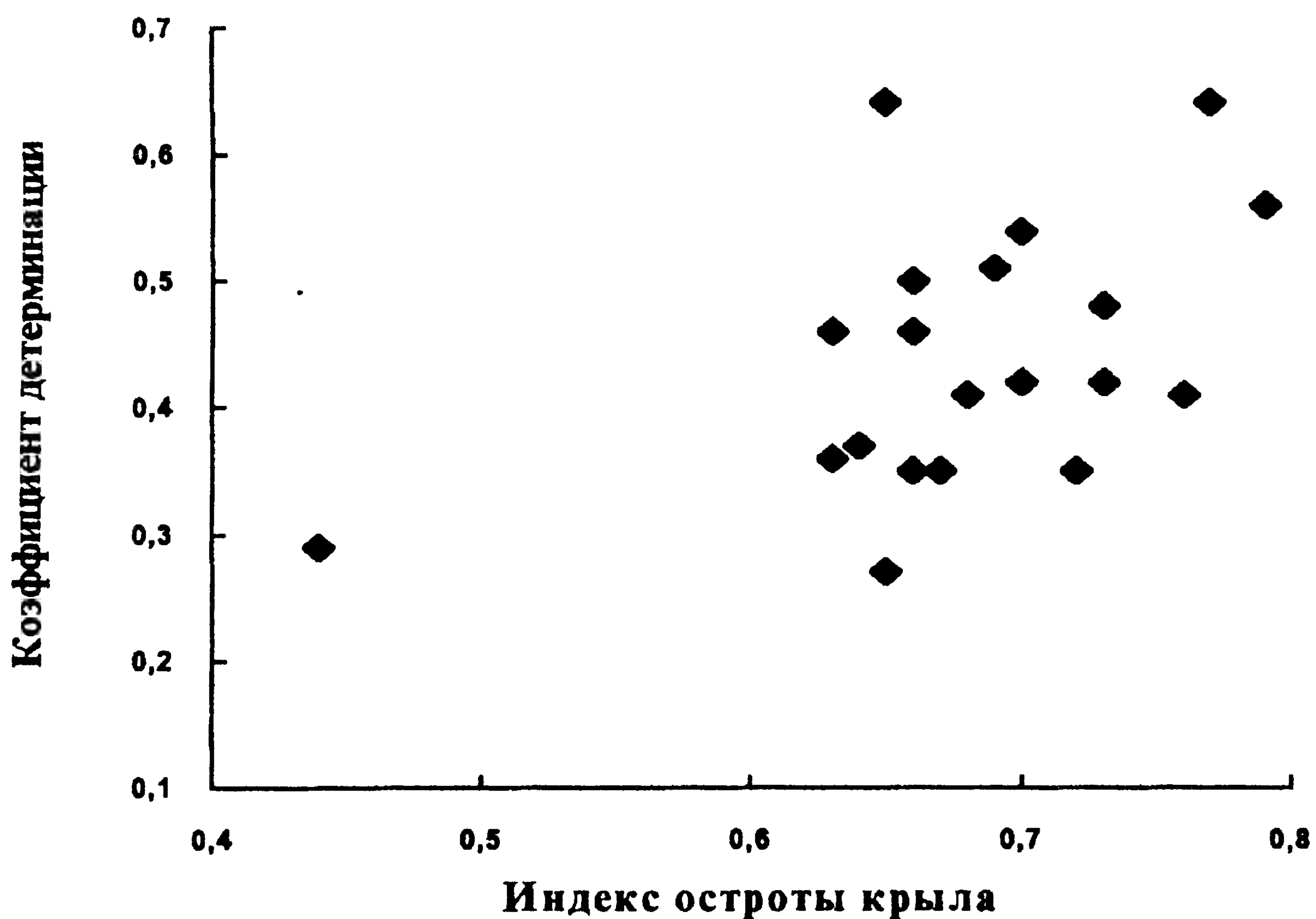


Рис. 9. Взаимосвязь индекса остроты крыла и среднего коэффициента детерминации в плеяде размеров летательного аппарата. $r=0,54$; $p<0,05$

В результате достаточно отчетливо просматривается тенденция большей корреляции частей летательного аппарата у птиц с относительно закругленным и коротким крылом. Как уже отмечалось, летные качества острокрылых птиц отличаются прежде всего высокой скоростью полета, а птиц с закругленным крылом — маневренностью. Последняя требует большей согласованности в изменчивости частей летательного аппарата, соответственно, здесь мы и наблюдаем возрастание коэффициента детерминации. Для скоростного полета определяющее значение имеет форма крыла, причем степень острокрылости у ласточки настолько высока, что некоторые отступления от пропорций, видимо, допустимы, поскольку они не нарушают летных качеств птицы. Однако и в пределах группы птиц с закругленным крылом наблюдается большая разница в степени детерминированности. Очевидно, причина этому та же, уровень закругленности крыла, обусловленный морфологией видов, допускает вариацию в определенных пределах. Тем более, что виды со сходной остротой крыла нередко обитают в различных условиях. Корреляция же остроты крыла и детерминации отчетливо проявляется при сравнении крайних вариантов пропорций.

Вывод о повышении уровня корреляции признаков летательного аппарата у птиц с маневренным полетом подтверждается при рассмотрении взаимосвязи индекса длины хвоста и среднего коэффициента детерминации в той же плеяде I (рис. 10). Из рисунка хорошо видно, что относительно более длиннохвостые птицы имеют бóльшие значения коэффициента детерминации признаков летательного аппарата. Уровень связи здесь выше, чем в первом случае, выше и межвидовая изменчивость относительной длины хвоста по сравнению с остротой крыла.

Таким образом, птицы с различными пропорциями частей летательного аппарата и соответственно различным характером полета изменчивы и по величине корреляций размеров крыла и хвоста. Стабилизационный эффект корреляций в большей мере находит выражение у птиц с маневренным полетом. Тем самым прослеживается взаимосвязь между тремя биологическими составляющими: экологическая ниша — морфологический облик — уровень корреляции признаков в морфофункциональных конструкциях.

По определению корреляция признаков есть не что иное, как их сопряженная изменчивость. В связи с этим представляет ин-

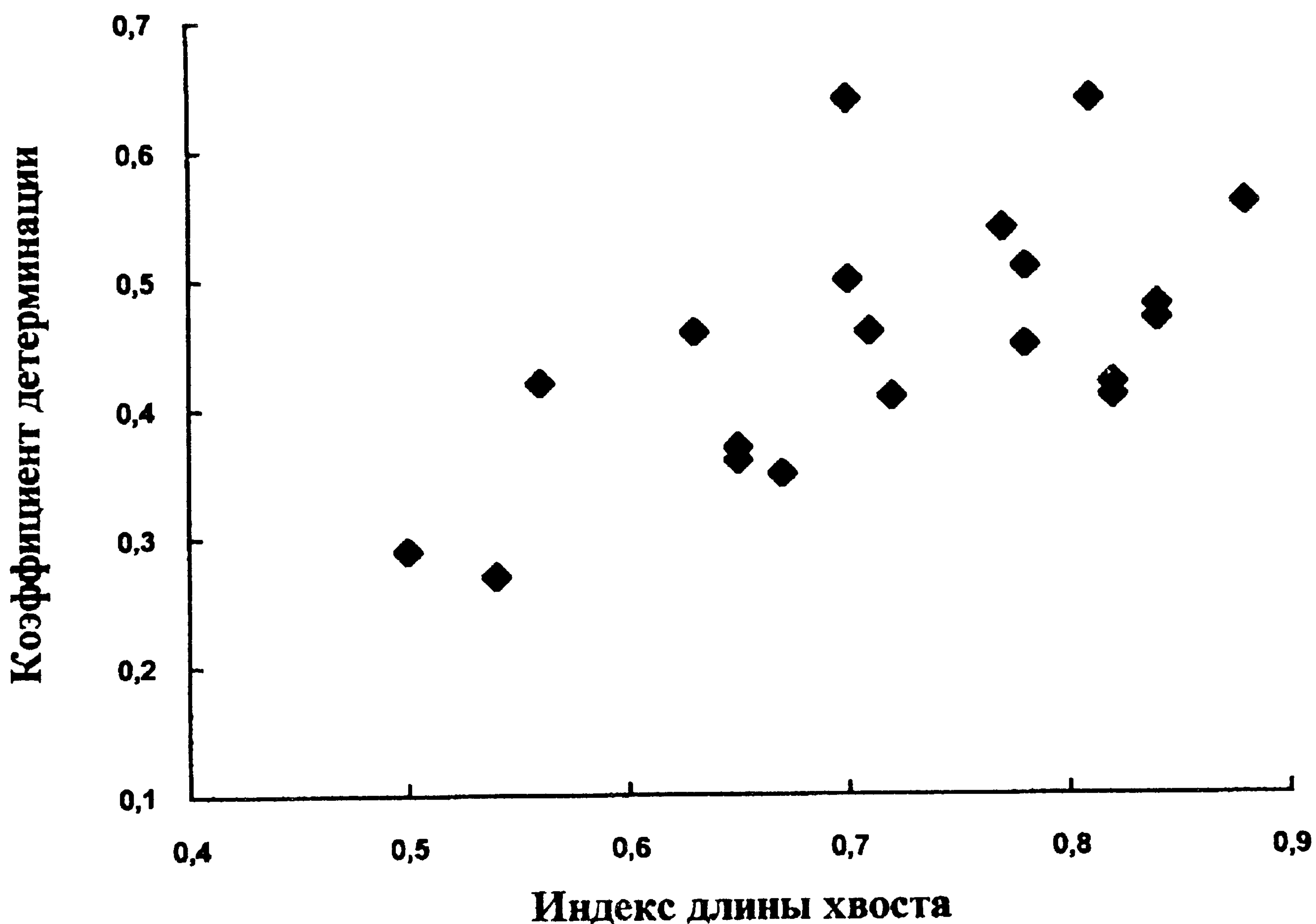


Рис. 10. Взаимосвязь индекса длины хвоста и среднего коэффициента детерминации в плеяде размеров летательного аппарата. $r=0,66$; $p < 0,01$

терес выяснение взаимосвязи между уровнем корреляции признаков и диапазоном изменчивости. Установлено, что в индивидуальной изменчивости некоторых видов растений повышение уровня детерминированности признаков сопровождается возрастанием степени их варьирования (Ростова, 1991). При анализе географических популяций полевого воробья обнаружено, что увеличение корреляции экстерьерных признаков чаще происходит параллельно с повышением изменчивости, но могут встречаться выборки, противоречащие данной закономерности (Четверикова, 1985). Подобный анализ имеет смысл провести и в отношении различных видов при условии идентичности матриц по составляющим их признакам. Изучение взаимосвязи среднего значения коэффициента вариации и среднего коэффициента детерминации в отдельных плеядах морфологических признаков и в целых матрицах в межвидовой изменчивости показало, что она

по плеядам I, III и полным матрицам отсутствует. Достоверная положительная связь среднего уровня обнаружена только по переменным плеяды II (рис. 11). Следовательно, имеющиеся видовые различия по уровню корреляций признаков мало связаны с различиями по величине их изменчивости. Данные характеристики относительно независимы и имеют самостоятельную ценность в морфологических исследованиях.

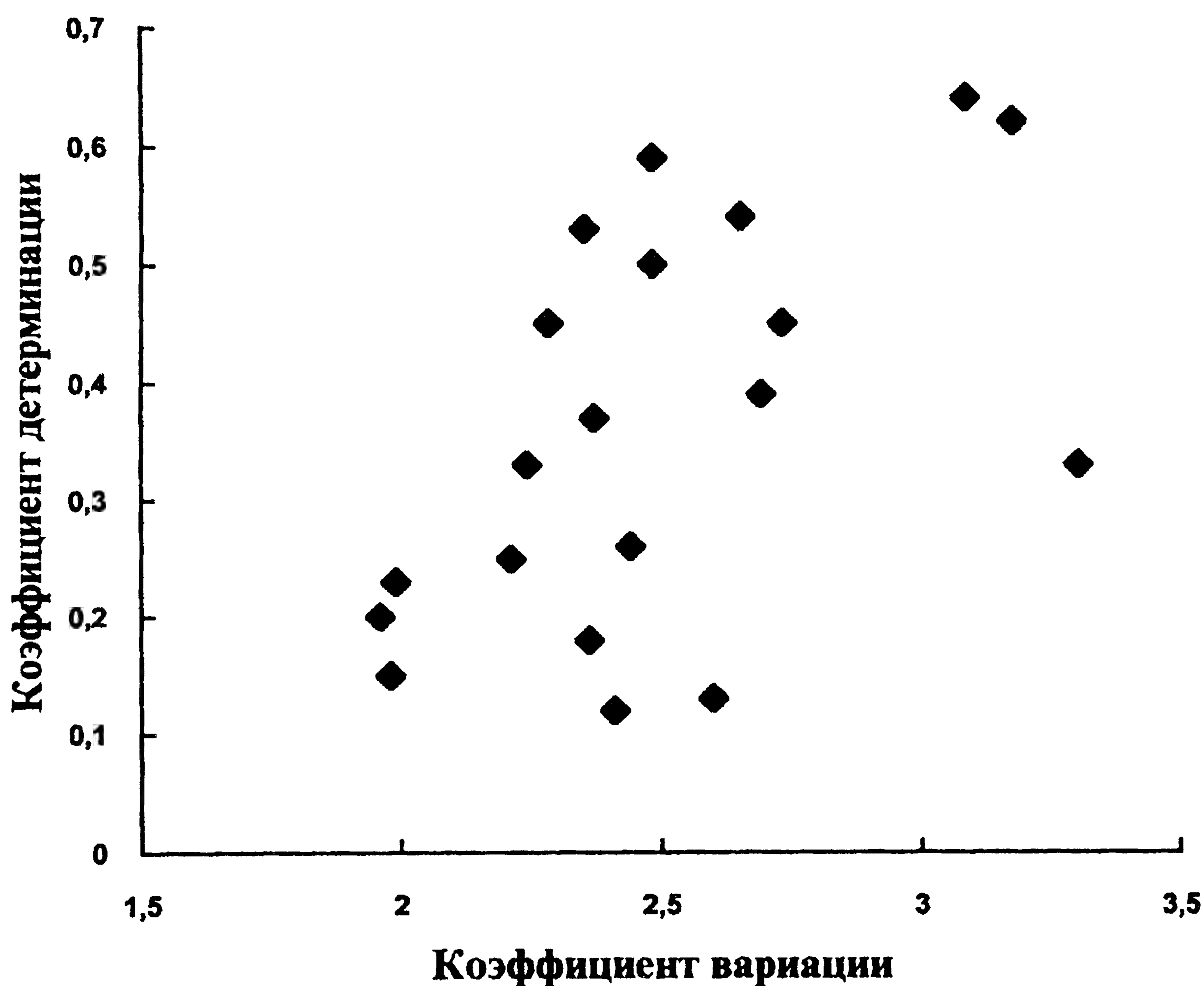


Рис. 11. Взаимосвязь изменчивости и уровня детерминации в плеяе II. r=0,53; p < 0,05

3.4. КОРРЕЛЯЦИЯ РАЗМЕРОВ КЛЮВА И СТАБИЛИЗАЦИЯ ЕГО ВЕЛИЧИНЫ

В начале данной главы (см. параграф 3.2) было отмечено, что уровень корреляции размеров клюва у воробьиных птиц отличается гораздо более низкими значениями в сравнении с корреляциями в других морфофункциональных конструкциях. Причем слабая взаимосвязь признаков характерна почти для всех иссле-

дуемых видов птиц, независимо от формы и размеров клюва. Хорошо известно, что межвидовая изменчивость клюва у птиц, в том числе воробьиных, проявляется в его размерах и форме и отражает пищевую специализацию (Дементьев, 1940; Ильичев и др., 1982). Следовательно, стабильная величина параметров клюва имеет большое приспособительное значение. Отличительной особенностью клюва, как целостной морфологической структуры, является то, что его величина, наряду с линейными параметрами, характеризуется еще и объемным выражением. Последнее принципиально важно, поскольку изменчивость объемной фигуры определяется не только изменчивостью ее линейных характеристик, но и уровнем и знаком их корреляции.

Форма клюва у различных видов птиц весьма разнообразна и чаще всего не может быть описана простой геометрической фигурой. Тем не менее у некоторых изученных видов, например, у птиц семейства вьюрковых и ткачиковых, ее можно уподобить пирамиде с четырехугольником в основании. Объем такой пирамиды вычисляется по формуле: $V = 1/3sh$, где s — площадь основания, h — высота пирамиды. Основание пирамиды составляют ширина и высота клюва, а высоту пирамиды — длина клюва. Используя формулу, вычислили объем клюва и его изменчивость у шести видов птиц и сопоставили с изменчивостью и корреляцией линейных размеров клюва (табл. 4).

В среднем наиболее изменчивым линейным параметром клюва у исследуемых видов оказалась длина, далее следуют ширина и высота, имеющие одинаковую степень варьирования. Изменчивость объема почти в два раза выше изменчивости линейных параметров, что является следствием единицы размерности (Лакин, 1990). Средний коэффициент корреляции признаков клюва составляет всего +0,33, что, как уже было подчеркнуто, заметно меньше, чем в плеядах других морфофункциональных конструкций. Используя данные табл. 4, построим уравнение множественной линейной регрессии, в котором независимыми переменными служат коэффициенты вариации линейных параметров и коэффициент их корреляции, а зависимой переменной — изменчивость объема:

$$Y = -0{,}89 + 0{,}67\ (X_1) + 0{,}45\ (X_2) + 0{,}79\ (X_3) + 5{,}5\ (X_4)$$

$$\beta \qquad 0{,}53 \qquad 0{,}17 \qquad 0{,}36 \qquad 0{,}66$$

Таблица 4

Изменчивость и корреляция линейных размеров и объема клюва у некоторых видов

Вид	n	CV—*l*	CV—d	CV—h	r—Sp.	CV—v
Домовый воробей						
самцы	62	2,75	3,81	3,22	0,39	7,39
самки	73	2,88	3,1	3,07	0,21	6,16
Зяблик						
самцы	49	3,39	3,44	3,14	0,29	6,9
самки	52	4,54	2,83	3,12	0,34	7,69
Об. зеленушка, самцы	28	5,16	2,71	4,36	0,18	7,98
Чиж, самцы	24	3,56	3,58	2,33	0,2	5,7
Черноголовый щегол						
самцы	42	5,32	3,83	3,48	0,28	9,16
самки	16	3,15	3,47	3,9	0,44	8,22
Об. дубонос						
самцы	26	3,14	2,53	2,91	0,3	6,71
самки	15	4,67	3,02	2,87	0,68	9,53
Среднее значение параметров		3,9 ± 0,3	3,2 ± 0,2	3,2 ± 0,2	0,33 ± 0,1	7,5 ± 0,4

Примечание. CV — *l*, CV — d, CV — h, CV — v — коэффициенты вариации сответственно длины, ширины, высоты и объема клюва. r — Sp. — средний коэффициент корреляции Спирмена между длиной, шириной и высотой клюва.

Значения бета-коэффициентов уравнения свидетельствуют, что наибольшее влияние на изменчивость объема клюва оказывает корреляция его линейных характеристик (X_4), далее в порядке убывания следует изменчивость длины (X_1), высоты (X_3) и ширины клюва (X_2). Более наглядно влияние корреляции на изменчивость объема можно продемонстрировать, придав в полученном уравнении коэффициентам вариации линейных параметров постоянные значения, соответствующие средним по выбор-

5. Заказ 3114

ке, и изменяя величину коэффициента корреляции от –1 до +1. По полученным теоретическим значениям построили линию регрессии изменчивости объема клюва по корреляции линейных параметров (рис. 12). Ее характер свидетельствует, что изменчивость объема клюва стремится к минимальному значению при высоких отрицательных значениях коэффициента корреляции и максимальна при полной положительной корреляции. Отсюда можно сделать вывод, что низкая корреляция размеров клюва является одним из факторов, способствующим стабилизации величины клюва у птиц.

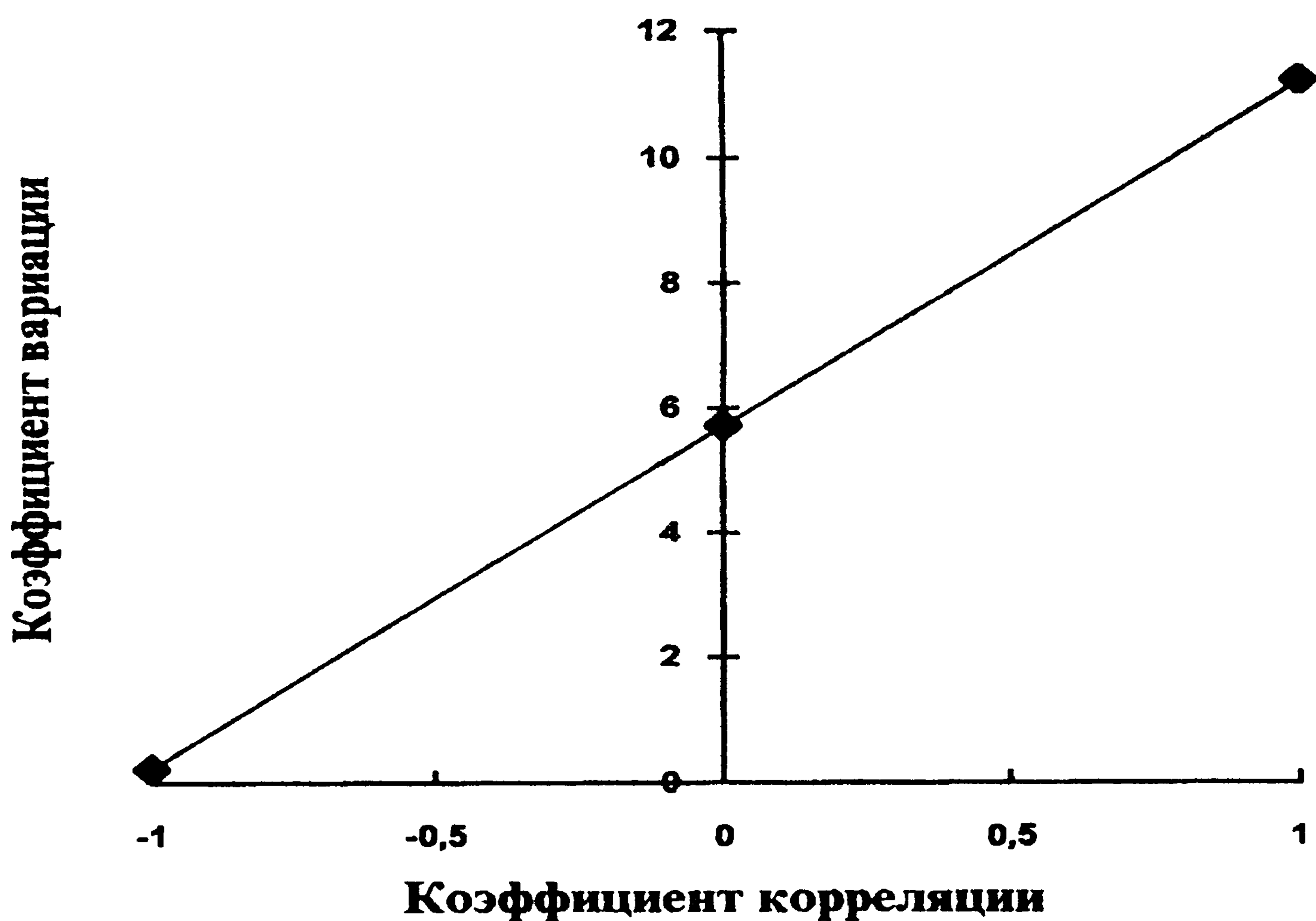


Рис. 12. Теоретическая зависимость изменчивости объема клюва от величины и знака корреляции его линейных параметров

Объем клюва по отношению к линейным размерам является результирующей величиной. Как показал М. М. Камшилов (1979), изменчивость какого-либо органа в сильной степени зависит от характера взаимодействия составляющих его частей. Если изменчивость одной части (x) определяется величиной σ_x, а изменчивость другой части (y) величиной σ_y, то изменчивость суммарного органа ($x+y$), будет выражаться $\sigma^2_{x+y} = \sigma^2_x + \sigma^2_y + 2r\sigma_x\sigma_y$. Здесь r — коэффициент корреляции между x и y. При $r = 1$ изменчивость максимальна, а при $r = -1$ она имеет минимальное значение. При низких положительных коэффициентах кор-

реляции или ее отсутствии изменчивость органа также будет относительно невысокой, но выше, чем изменчивость составляющих частей. Зависимость между размерами и объемом клюва математически иная, но по сути соответствует приведенному гипотетическому примеру. Эффект снижения изменчивости объема клюва был бы более сильным при отрицательной корреляции размеров, однако она в анализируемых выборках такой бывает редко. Если коэффициент корреляции и отрицательный, то достоверно он не отличается от нуля по абсолютному значению. Объяснение существующего положения, видимо, заключается в том, что сильная отрицательная связь линейных характеристик клюва будет вызывать существенное изменение его формы при варьировании одного из признаков. Это совершенно недопустимо для индивидов, поскольку происходит нарушение их пищевой специализации даже в большей мере, чем при изменении величины клюва.

Проведенный анализ показал, что корреляции могут обладать стабилизирующим эффектом в широком диапазоне своих значений. Высокая положительная корреляция размеров частей летательного аппарата сохраняет его экологически важные пропорции. Слабая корреляция размеров клюва важна для стабилизации его общей величины. Это наглядно подтверждает положение о том, что существующая система организменных корреляций по структуре и уровню имеет важнейшее значение в процессах формообразования (Шмальгаузен, 1969, 1982).

Низкий уровень корреляции признаков клюва свойствен не всем видам птиц. Д. Лэк (1949) приводит сведения о корреляции длины и высоты клюва у самцов десяти видов дарвиновых вьюрков, где диапазон ее изменчивости очень большой. Есть виды с малыми значениями коэффициента корреляции, сопоставимыми с существующими у европейских видов, а есть с необычайно высокими значениями, достигающими 0,8 и более. Дарвиновы вьюрки, несмотря на близкое родство, экологически весьма разнородны, особенно это касается пищевых спектров. У части видов основным кормом являются семена, другая часть видов питается преимущественно насекомыми, есть виды, питающиеся вегетативными частями растений и плодами. Для сравнения коэффициентов корреляции у дарвиновых вьюрков и европейских птиц мы в последнюю группу помимо пяти представителей семейства вьюрковых и домового воробья (см. выше) включили

еще четыре вида, которые по пищевым объектам и способам их добывания в какой-то степени сходны с насекомоядными видами дарвиновых вьюрков. Это большая синица, черноголовая славка, обыкновенный поползень и черный дрозд. Нишу последнего вида, как со ссылкой на Е. Гиффорда указывает Д. Лэк, на Галапагосских островах занимает одна из форм остроклювого земляного вьюрка (*Geospiza difficilis difficilis*).

В распределениях коэффициентов корреляции двух сравниваемых групп птиц имеются следующие важные особенности (рис. 13). Значения корреляций у дарвиновых вьюрков сдвинуты в сторону бóльших величин, а распределение двухвершинное. Только у европейских видов отмечены отрицательные коэффициенты, хотя они и малой величины. Распределения частично перекрываются, т.е. среди дарвиновых вьюрков есть виды, у которых коэффициент корреляции такой же, как и у европейских птиц, но таковых мало — основная часть видов имеет относительно высокие значения показателя. Средний коэффициент де-

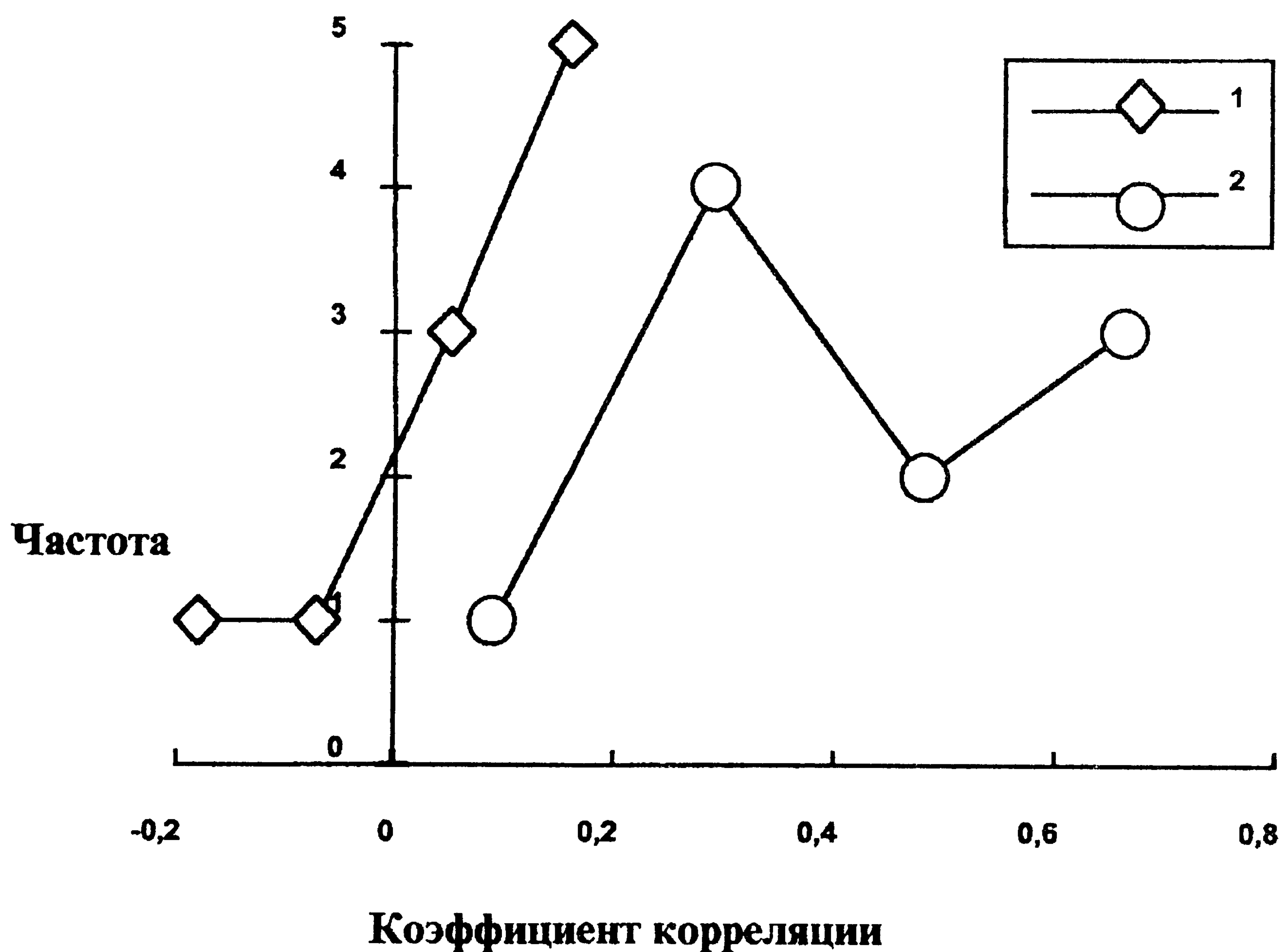


Рис. 13. Статистические распределения коэффициента корреляции длины и высоты клюва у самцов европейских воробьиных (*1*) и дарвиновых вьюрков (*2*)

терминации у европейских видов — 0,032 ± 0,008, у галапагосских — 0,33 ± 0,08, различия достоверны (р < 0,01).

Объяснение обнаруженных различий может быть найдено путем анализа экологических и морфологических свойств дарвиновых вьюрков с низкой и высокой корреляцией длины и высоты клюва. Естественно, что наибольшее значение в данном аспекте имеет пищевая специализация и связанные с ней размеры и форма клювов. Они достаточно подробно описаны в цитируемой монографии Д. Лэка. Минимальное значение корреляции (0,09) выявлено у дятлового древесного вьюрка (*Camarhynchus pallidus*). Это наиболее специализированный вид из всех насекомоядных вьюрков, животную пищу он находит в коре деревьев и среди листвы, по стволам лазает подобно дятлам, может долбить деревья. Клюв у него более прямой и удлиненный, чем у других видов древесных насекомоядных вьюрков. Наконец нельзя не упомянуть замечательную способность дятлового вьюрка использовать колючку кактуса или веточку дерева для извлечения насекомых из выдолбленных им в стволах дырок. Сравнительно слабая корреляция свойственна также малому древесному вьюрку (*C. parvulus*) — 0,3, толстоклювому древесному вьюрку (*C. crassirostris*) — 0,36 и кактусовому земляному вьюрку (*Geospiza scandens*) — 0,43. Последний вид приспособлен к питанию цветками и мякотью кактуса *Opuntia*, хотя может поедать и семена. Толстоклювый вьюрок более специализирован, чем предыдущий вид, так как питается почти исключительно плодами, листьями и почками. Малый древесный вьюрок — насекомоядный вид, по объектам и способам добывания кормов напоминающий европейских синиц.

Самые высокие значения корреляции длины и высоты клюва имеют четыре вида земляных вьюрков: большой земляной вьюрок (*G. magnirostris*) — 0,63, средний (*G. fortis*) — 0,8, малый (*G. fuliginosa*) — 0,87 и большой кактусовый земляной вьюрок (*G. conirostris*) — 0,75. Для первых трех видов характерен широкий спектр потребляемых кормов: основу составляют семена разных размеров, поедаются также цветки, плоды, листья, почки и крупные личинки бабочек. *G. conirostris*, в отличие от *G. scandens*, гораздо чаще использует корма, в норме свойственные другим видам земляных вьюрков, т.е. набор кормов у него шире.

Проведенное выше сравнение показывает, что высокой кор-

реляцией признаков клюва, так же, как и их изменчивостью (см. параграф 3.1), обладают неспециализированные или малоспециализированные по составу потребляемых кормов виды дарвиновых вьюрков. Такой уровень корреляции способствует проявлению необычайно высокой изменчивости общей величины клюва у этих видов, вызывавшей удивление у всех изучавших их орнитологов. Видимо, она позволяет существенным образом расширить популяционный пищевой спектр. Следовательно, ширина пищевой ниши у этих видов земляных вьюрков, как уже отмечалось, обусловливается не столько пластичностью индивидов (фенотипическая составляющая ширины ниши (Roughgarden, 1972, 1974; цит. по: К. А. Роговин, 1986), сколько разнообразием морфотипов (межфенотипическая составляющая).

3.5. ВОЗРАСТНЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Прежде чем анализировать возрастные различия в изменчивости и корреляции морфологических признаков, необходимо четко установить, что понимается в каждом конкретном случае под сравниваемыми возрастными группами. Здесь возможны минимум три варианта. В первом варианте сравнению подвергается одно и то же поколение животных в популяции на разных отрезках жизни. Различия в изменчивости между возрастными группами в этом случае могут быть обусловлены элиминацией крайних или средних фенотипов из распределения по какому-либо признаку. Соответственно, в зависимости от этого происходит уменьшение или увеличение изменчивости. Кроме того, рассматриваемые различия могут являться следствием неравномерного роста и развития индивидов, когда высокая изменчивость в молодом возрасте в дальнейшем уменьшается в связи с выравниванием размеров особей данного поколения (Черепанов, 1986). Проведение подобного анализа у воробьиных птиц в природе чаще всего ограничено временем от нахождения птенцов в гнезде до первой послебрачной линьки. Для более старших птиц методики точного определения возраста не разработаны. Индивидуальное мечение и повторные отловы в последующие годы представителей одного поколения весьма трудоемки, да и вряд ли осуществимы у многих видов. Однако вполне доступным является сравнение выборок птенцов от момента вылупления и до оставления гнезда, причем в этом случае исследуются одни и те

же особи. Так, для птенцов зяблика показано, что коэффициент вариации массы тела к возрасту восьми суток у них снижается более чем в два раза, что является следствием выравнивания роста (Дольник, Яблонкевич, 1982). У лабораторных птенцов, выкармливаемых экспериментаторами, подобного выравнивания не происходит, что указывает на активное участие родителей в этом процессе.

Второй вариант предусматривает сравнение разных, но строго определенных поколений, например, животных одно-, двух- и трехлетнего возраста. В третьем варианте сравниваются возрастные группы, каждая или одна из которых состоит из представителей более чем одного поколения, например, молодые животные данного года рождения, т.е. одного поколения, и все половозрелые животные разных поколений. Различия в изменчивости между возрастными выборками в этих вариантах обусловливаются неодинаковыми условиями развития поколений и результатом действия отбора. В настоящей работе реализуется третий вариант анализа возрастной изменчивости.

У воробьиных птиц по срокам формирования оперения и дальнейшей его смене в процессе линек выделяют четыре возрастные группы (Виноградова и др., 1976). I — гнездовой птенец (*pull*), от вылупления до вылета из гнезда, оперение формирующееся; II — ювенильная (*juv*), от вылета из гнезда до завершения постювенильной линьки; III — предвзрослая (*sad*), от предыдущего состояния до первой послебрачной линьки; IV — взрослая (*ad*), от предыдущего состояния и до конца жизни. Такое обозначение возрастов принято для прижизненной обработки кольцуемых птиц.

Однако подобная классификация напрямую оказывается неудобной для изучения возрастных изменений в корреляциях признаков, поскольку она не учитывает продолжительности общего роста тела и его отдельных частей. В связи с этим ее необходимо соотнести с выделяемыми этапами постэмбрионального развития у воробьиных (Познанин, 1979). Их также четыре, причем окончательное прекращение роста конечностей и завершение развития оперения происходят лишь на последнем этапе — внегнездовом периоде. Три этапа птенцы проводят в гнезде, наиболее интенсивный рост наблюдается на первых двух, а на третьем он затухает. Вылет птенцов из гнезда у различных видов проис-

ходит до или после окончания третьего этапа развития. Таким образом, изучение корреляций морфологических признаков у воробьиных в процессе роста необходимо проводить на первых трех этапах развития, которые соответствуют гнездовому птенцу (*pull*). В анализ могут также включаться птицы, недавно покинувшие гнездо (*juv*). Завершение четвертого этапа развития происходит у птиц возраста *juv*, его внешним проявлением является полное развитие оперения, у птиц начинаются местные миграции. Следовательно, с этого момента возрастные различия в корреляциях будут уже отражать преимущественно изменения в соотношении долей птиц с разной степенью согласованной изменчивости.

Мы располагаем двумя разновозрастными выборками самцов зяблика из Воронежского заповедника. Одна из них сформирована из молодых птиц, отловленных в летний период (*juv*, возраст более одного месяца), пол определен по наличию красноватых перьев по бокам груди (Виноградова и др., 1976). Отметим, что маховые и рулевые перья у этого вида полностью развиваются к возрасту 30 суток (Виноградова, 1982). Другая выборка состоит из птиц, отловленных в период размножения, причем в нее включали только особей в наряде *adultus*, т.е. имеющих возраст от 2 и максимум, по литературным сведениям, до 11 лет. Последний является, видимо, предельным, которого могут достигать зяблики в природных популяциях, и доля таких птиц ничтожна (Паевский, 1982). В Воронежском заповеднике, по суммарным данным за пять лет, в период размножения (до вылупления птенцов) среди самцов взрослые (*ad*) составляют 72 % , а остальная часть приходится на годовалых птиц (*sad*).

Рассмотрим сначала возрастные изменения абсолютных значений признаков. Они заключаются в том, что взрослые птицы отличаются достоверно более крупными размерами частей летательного аппарата (табл. 5). Средние значения всех остальных признаков у молодых и взрослых зябликов практически совпадают. Возрастание размеров крыла и хвоста у птиц старших возрастов может быть вызвано двумя причинами: отбором крупных особей и увеличением длины маховых и рулевых перьев при линьках. Имеющиеся данные свидетельствуют в пользу второго варианта. Путем измерений одних и тех же особей нами установлено, что увеличение размеров крыла и хвоста у зябликов может

происходить не только при первой послебрачной линьке, но и при последующих линьках.

Таблица 5

Возрастные различия в размерах и изменчивости самцов зяблика

Признак	Среднее значение		Коэффициент вариации	
	juv (*n* = 35)	*ad* (*n* = 35)	*juv* (*n* = 35)	*ad* (*n* = 35)
1	87,1 ± 0,3	89,5 ± 0,4***	2,1 ± 0,3	2,5 ± 0,3
2	60,4 ± 0,2	62,1 ± 0,3***	1,9 ± 0,2	2,8 ± 0,3*
3	25,7 ± 0,1	25,8 ± 0,1	2,6 ± 0,3	3,1 ± 0,4
5	10,0 ± 0,1	10,1 ± 0,1	4,3 ± 0,5	3,6 ± 0,4
6	7,3 ± 0,1	7,3 ± 0,1	4,3 ± 0,5	3,6 ± 0,4
7	22,0 ± 0,1	22,0 ± 0,1	3,8 ± 0,5	3,7 ± 0,4
8	30,2 ± 0,1	30,3 ± 0,2	1,9 ± 0,2	2,9 ± 0,3**
9	18,8 ± 0,1	18,9 ± 0,1	2,7 ± 0,3	3,9 ± 0,5*
10	18,8 ± 0,1	18,8 ± 0,1	3,7 ± 0,4	4,2 ± 0,5
11	66,7 ± 0,3	68,9 ± 0,4***	2,7 ± 0,3	3,4 ± 0,4

Примечание. *; **; *** — различия достоверны соответственно при $p < 0,05$; 0,01; 0,001.

Коэффициенты вариации морфологических структур оказались в большинстве случаев выше у взрослых птиц, хотя достоверного уровня различия достигают только по ширине крыла, длине голени и цевки. Площадь облака рассеяния, формируемая старшей возрастной группой на плоскости координат I и II главных компонент, также заметно больше, что свидетельствует о ее повышенной изменчивости по совокупности признаков (рис. 14). Первая компонента здесь имеет положительные коэффициенты корреляции со всеми исходными признаками и интерпретируется как "общие размеры тела" (табл. 6). Вторая компонента отрицательно коррелирует с признаками летательного аппарата и размерами клюва и положительно коррелирует со всеми остальными признаками, т.е. характеризует пропорции частей тела. Из рисунка видно, что изменчивость взрослых птиц выше по обеим компонентам.

Таблица 6

Факторные нагрузки исходных признаков разновозрастных самцов зяблика на I, II главные компоненты

Признак	I	II
1	0,63	−0,62
2	0,61	−0,7
3	0,7	0,44
5	0,22	−0,14
6	0,26	−0,24
7	0,42	0,21
8	0,76	0,48
9	0,76	0,47
10	0,58	0,33
11	0,57	−0,72

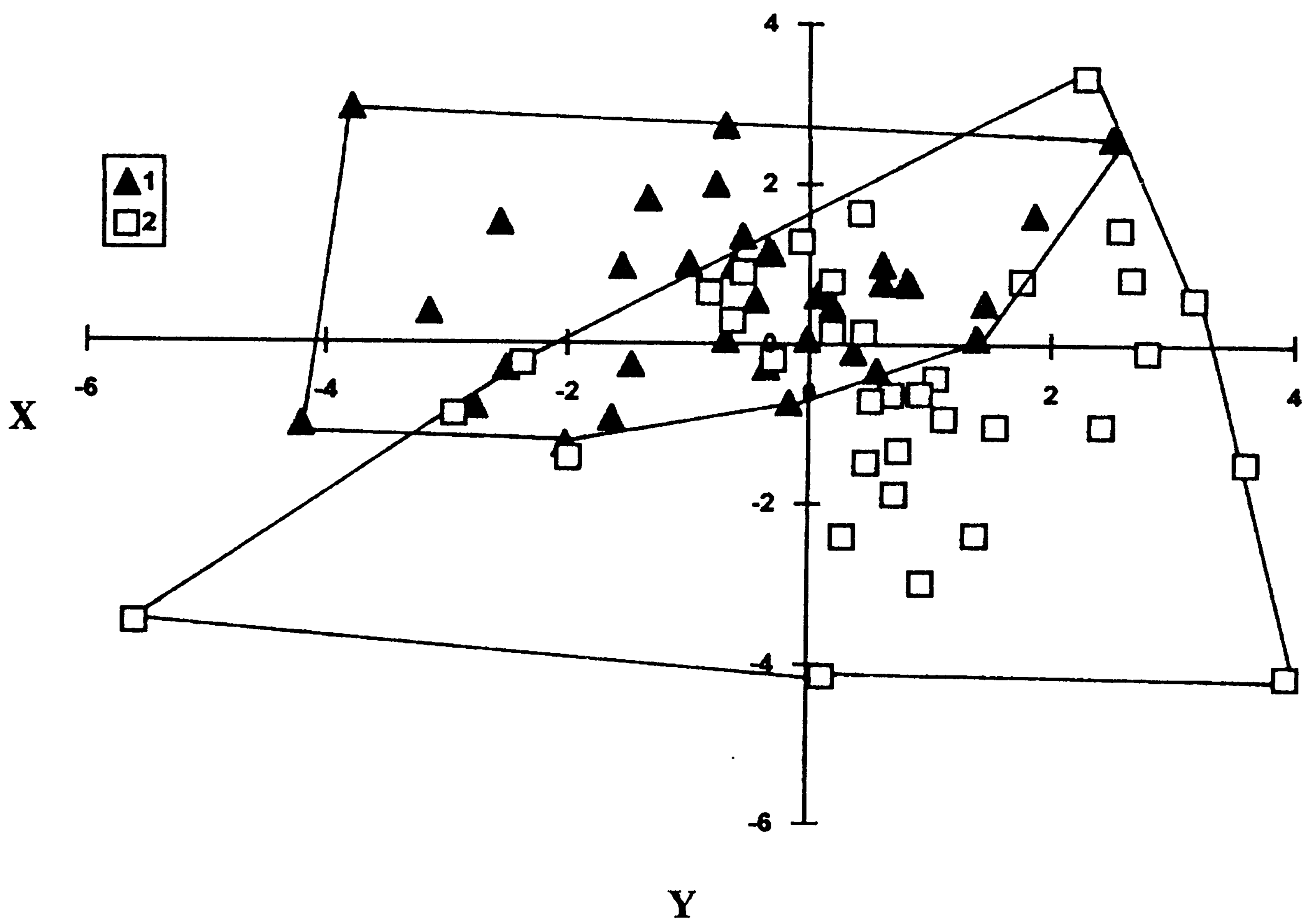


Рис. 14. Распределение молодых (*juv*, *1*) и взрослых (*ad*, *2*) самцов зяблика в координатах I (ось X), II (ось Y) главных компонент

Как известно, давление стабилизирующего отбора направлено на элиминацию правой и левой частей кривой распределения признака. В результате выживают фенотипы из модальной части распределения и изменчивость признака снижается. Наши данные свидетельствуют об отсутствии такого процесса в популяции зяблика. Мы имеем дело с обратной ситуацией, когда старшая возрастная группа, уже в полной мере испытавшая на себе воздействие элиминирующих факторов внешней среды, отличается большей изменчивостью. Подобное явление, как уже отмечалось, может быть вызвано двумя причинами. Первая из них — это элиминация в течение жизни поколений фенотипов из модальных классов, в результате чего изменчивость возрастает. Однако названный процесс ведет к нарушению нормального распределения признака, оно становится двухвершинным. Проведенный нами анализ распределений всех признаков обеих выборок показал отсутствие каких-либо изменений. Статистические распределения признаков у молодых и взрослых зябликов в подавляющем большинстве случаев строго подчиняются нормальному закону. Таким образом, элиминация особей у самцов зяблика равномерна по отношению ко всем частям распределений внешних морфологических признаков.

Все это заставляет принять иной вариант интерпретации обнаруженных различий: возрастание изменчивости у взрослых зябликов обусловливается фенотипической разнокачественностью разных поколений, собранных нами в одну выборку. Морфологическая изменчивость птиц одного поколения ниже суммарной изменчивости нескольких поколений в силу того, что каждая генерация испытывает различное давление изменчивых факторов внешней среды. С этим связаны колебания генетической структуры популяции (Шварц, 1980), которые отражаются в определенном фенотипическом своеобразии поколений. Таким образом, сформулированный А. В. Яблоковым (1966, с. 217) на примере млекопитающих вывод о том, что "каждое поколение значительно менее изменчиво, чем вся популяция в целом", находит подтверждение на птицах.

Перейдем далее к анализу возрастных изменений в корреляциях морфологических структур. Установлено, что уровень корреляций дефинитивных значений признаков ниже в сравнении с величинами, рассчитанными для признаков, находящихся в процессе роста. Так, у растущих полевок *Microtus fortis* в ряду воз-

растных классов один, три и пять месяцев происходит уменьшение величины корреляции между экстерьерными и краниологическими признаками (Ростова, 1991). Жесткая регуляция первых этапов онтогенеза внутренними факторами развития продемонстрирована при сравнении корреляций краниологических признаков в процессе роста у копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*). Одномесячные зверьки отличались самыми сильными корреляциями признаков по отношению к выборкам более старшего возраста (Прушинская и др., 1984). Снижение уровня корреляции у взрослых и особенно старых особей описано в отношении признаков нижней челюсти лося (*Alces alces*) и черепных признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) (Паавер, 1976). Предполагается, что данное явление есть результат разной продолжительности роста отдельных частей. Если в паре коррелирующих признаков один прекращает рост или его скорость существенно замедляется, а рост второго остается неизменным, то происходит снижение уровня корреляции. Высокие корреляции признаков растущих организмов свидетельствуют об их большой роли в регуляции процессов формообразования.

Рассматриваемому анализу могут быть также подвергнуты возрастные классы, у которых процесс роста элементов в отдельных или во всех морфофункциональных конструкциях уже завершен. Именно из таких птиц состоят сравниваемые нами выборки зяблика. В этом случае различия по корреляциям между ними будут обусловлены соотношением особей с согласованной и несогласованной изменчивостью признаков. Уровень корреляции будет выше при возрастании доли участия индивидов с пропорционально сформированным фенотипом. Фактором, регулирующим величину последней, является естественный отбор.

Сравнение корреляционных колец при уровне сечения 0,5 (рис. 15) показывает, что у молодых зябликов, в отличие от взрослых, плеяда признаков летательного аппарата неполновесная. Отсутствуют взаимосвязи длина крыла — ширина крыла и длина хвоста — ширина крыла. Средний коэффициент детерминации в данной плеяде (0,6 ± 0,04 — взрослые; 0,30 ± 0,05 — молодые) у взрослых птиц достоверно выше ($p<0,05$), также достоверные различия имеются по суммарным данным плеяд I и II. Разница отдельно по плеяде II статистически незначима, а по целой матрице значения совпадают.

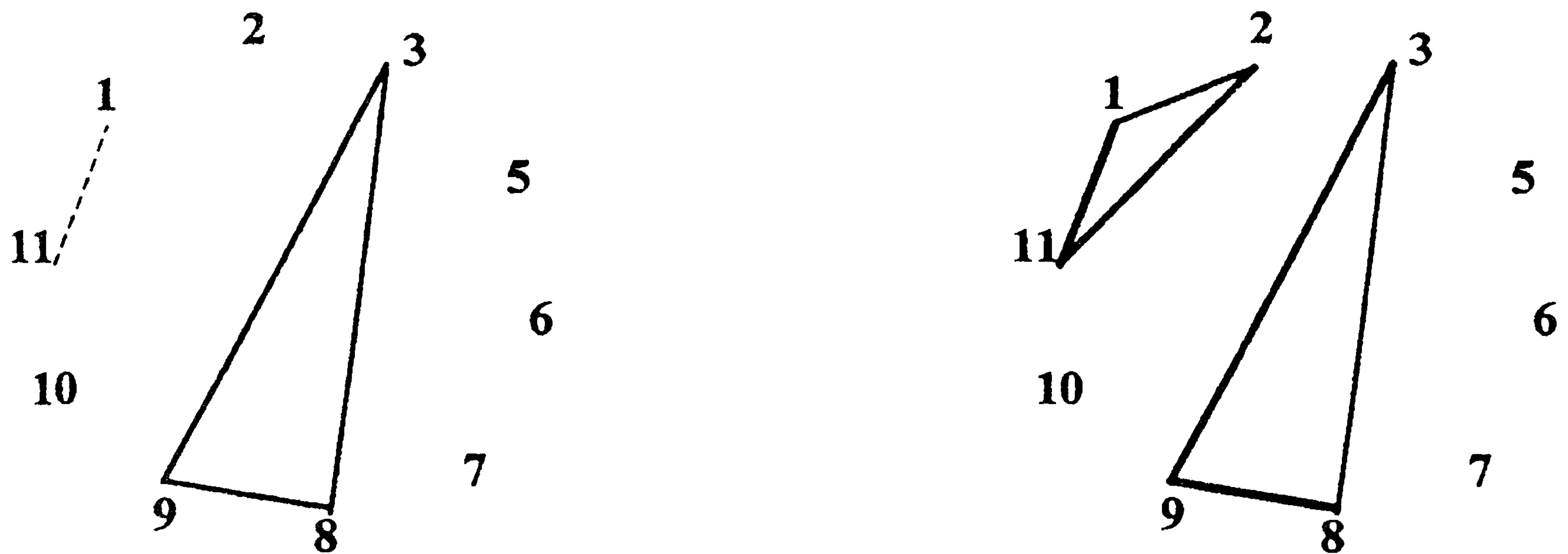


Рис. 15. Корреляционные плеяды экстерьерных признаков у возрастных классов зяблика.

- - - - — r ≥ 0,5; —— — r ≥ 0,6; —— — r ≥ 0,7

Итак, уровень корреляций признаков в плеядах у птиц старших возрастов повышается. Скорее всего, это является следствием элиминации особей с нарушенными пропорциями. На это указывает тот факт, что наибольшие различия обнаруживаются во взаимосвязях функционально значимых признаков, а именно в плеяде летательного аппарата. Взрослые птицы уже прошли жесткий отбор в процессе миграций, внутривидовой конкуренции за территорию, пресс со стороны хищников. Напомним, что низкая корреляция признаков крыла и хвоста у птиц с пропорциями летательного аппарата, подобными зяблику, снижает маневренность полета.

Важной особенностью признаков летательного аппарата является их ежегодное переформирование в результате линьки. У зяблика смена маховых и рулевых перьев происходит только в период послебрачных линек. Вновь выросшие перья могут отличаться по размерам от предыдущих (исключая эффект изнашивания) и тем самым изменять значения таких признаков, как длина и ширина крыла, длина хвоста, а также их пропорции. Для ряда видов, в том числе и зяблика, показано, что молодые птицы (*juv* и *sad*) имеют более заостренные и узкие крылья, чем птицы старшего возраста (Цвелых, Дядичева, 1986; Цвелых, 1989; Цвелых, Горошко, 1991; Горошко и др., 1992). Это объясняется необходимостью бóльшей экономии энергетических затрат при

перелетах, поскольку молодые особи характеризуются более высокой миграционной активностью.

Изменения размеров частей летательного аппарата при линьках имеют место и у птиц старше одного года, т.е. возраста *adultus*. Например, у самцов зяблика, впервые осмотренных в этом возрасте, спустя один-два года при вторичном отлове и осмотре длина крыла оказалась иной (рис. 16). У восьми из двенадцати птиц она увеличилась, причем у одной весьма значительно, а у четырех птиц немного уменьшилась. Подобные изменения характерны также для ширины крыла и длины хвоста. Они не могут являться следствием ошибки измерения или разной изношенности перьев, поскольку измерения производились одним человеком и в один и тот же сезон, точнее, в начальный период размножения, когда у птиц данного возраста маховые и рулевые перья еще не изношены.

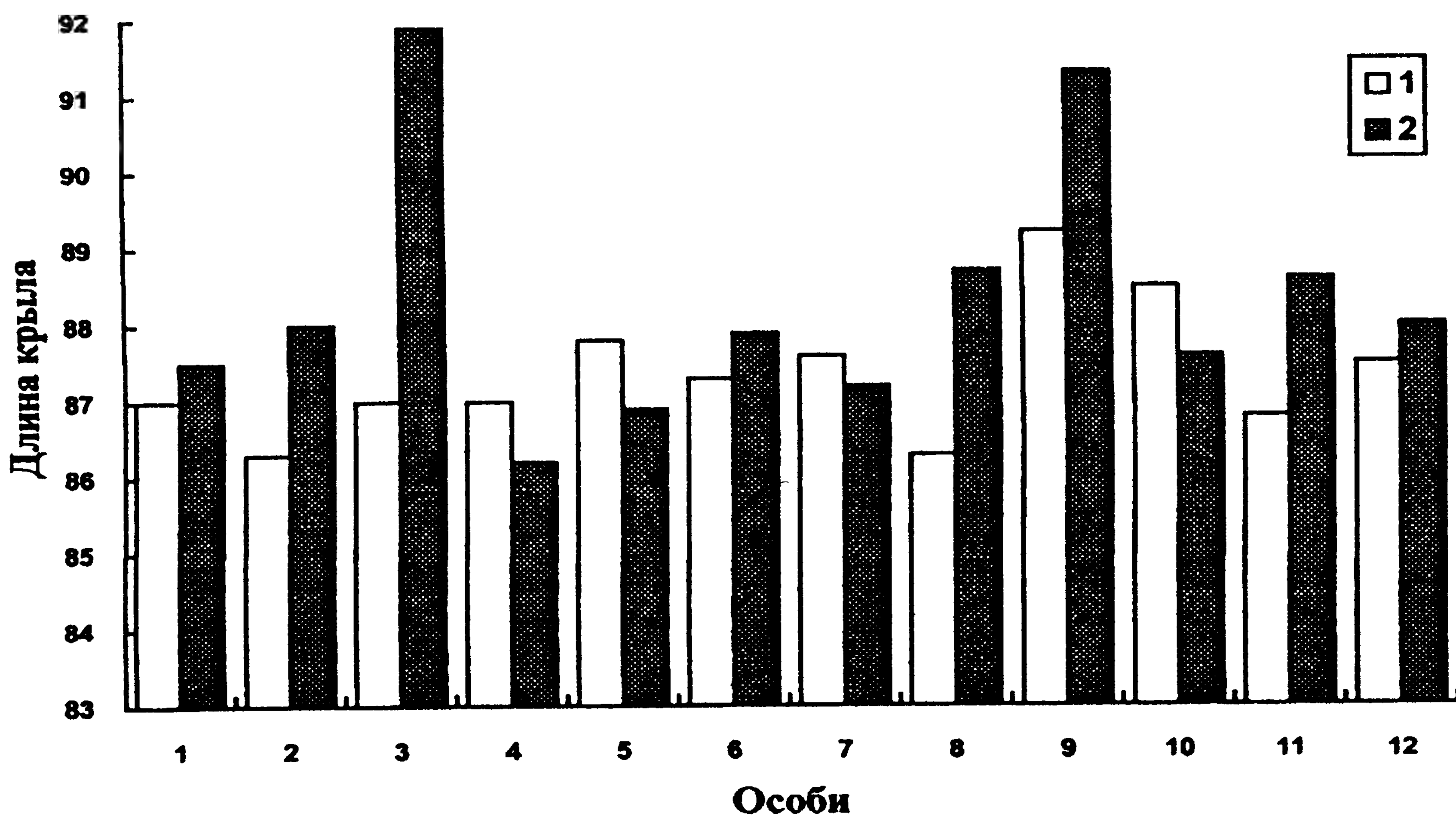


Рис. 16. Длина крыла у взрослых самцов зяблика при первом осмотре (*1*) и через один-два года (*2*)

Описываемые вариации свидетельствуют, во-первых, о том, что рост маховых и рулевых перьев длится более двух лет. Однако он не является непрерывным, увеличение размеров происходит только в результате линек. Во-вторых, в определенном возрасте рост, видимо, прекращается и при последующих линьках размеры перьев остаются прежними или могут даже уменьшаться, что зависит от физиологического состояния особей в

разные годы, колеблющегося под воздействием множества факторов, включая средовые. Известно, что нормальная регенерация оперения требует больших энергетических затрат, восполняемых избыточным потреблением пищи (Гаврилов, Дольник, 1974), количество и качество которой непостоянны. Сходные данные по возрастным изменениям длины крыла у мухоловки-пеструшки приводит В. Г. Высоцкий (1993), исходные значения здесь принадлежат самцам в возрасте двух лет. Через 1 год у 11 самцов из 18 произошло увеличение длины крыла, у 1 особи — уменьшение, у 7 птиц значение признака не изменилось.

С точки зрения изучения устойчивости корреляций признаков важно выяснить, согласованны ли между собой изменения размеров частей летательного аппарата при линьках. Это возможно осуществить путем сопоставления пропорций признаков у одних и тех же особей в различные годы. В случае взаимосвязанных изменений размеров пропорции сохраняются. Количественным показателем сохранности может служить коэффициент корреляции. Оказалось, что его значения по остроте крыла между разными линьками, равно как и по относительной длине хвоста, очень высоки (рис. 17). Следовательно, корреляции признаков летательного аппарата у зяблика обладают высокой устойчивостью, что косвенно подтверждает их жесткую генетическую обусловленность. Последнее предполагает неслучайность внутрипопуляционной изменчивости по данной характеристике. Структура этой изменчивости может преобразовываться в течение жизни поколений под действием отбора, о чем свидетельствуют

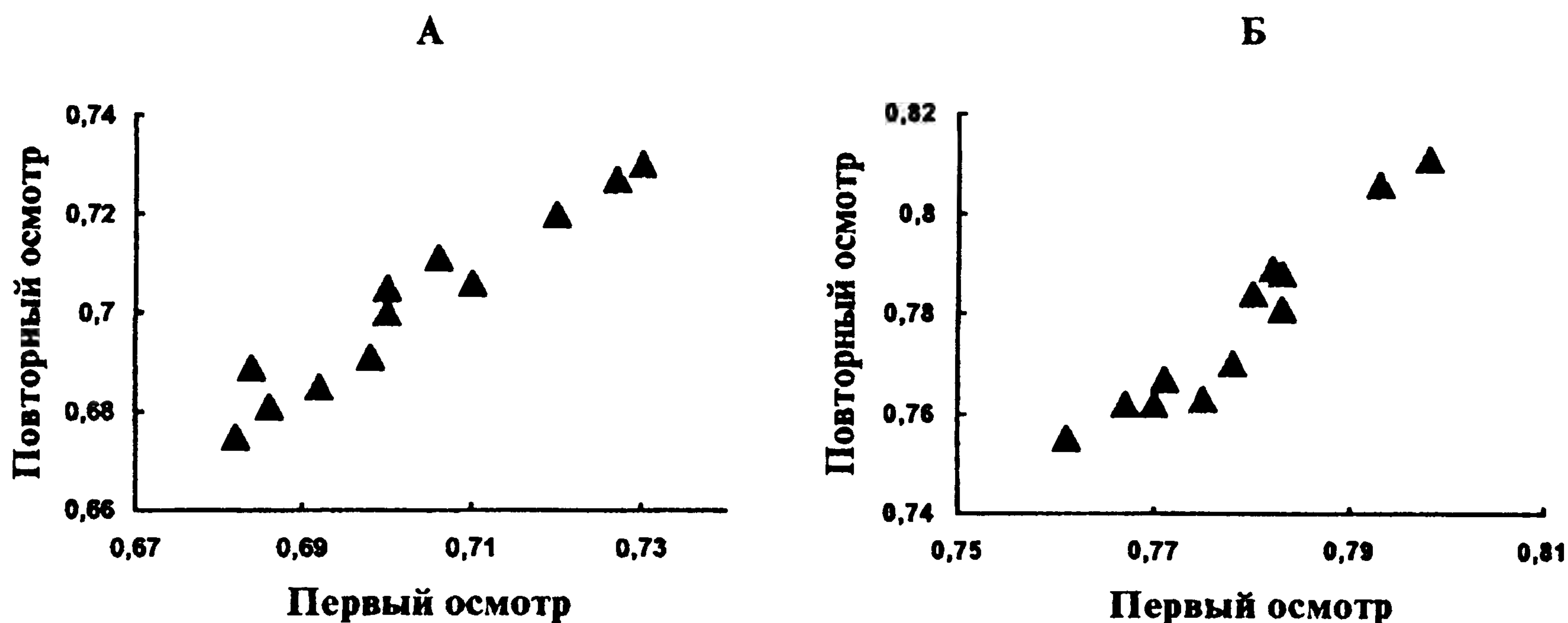


Рис. 17. Сходство индекса острокрылости (А) и индекса длины хвоста (Б) у 12 самцов зяблика в периоды между линьками. r=0,96; 0,98; p<0,01; 0,001

описанные выше различия по уровню корреляции между ювенильными и взрослыми особями.

Подытоживая результаты изучения возрастных различий в уровне изменчивости и корреляции морфологических признаков зяблика, отметим следующие важные особенности. На фоне слабого давления стабилизирующего отбора по абсолютным значениям признаков он находит достаточно четкое выражение в отношении их корреляций. То есть отбором сохраняются, в определенных границах, конечно, все отклонения в абсолютных значениях признаков, но только в том случае, если данные отклонения происходят согласованно с отклонениями других, обычно функционально связанных с ними признаков. Гармонично сформированные фенотипы могут находиться в любой части распределения по какому-либо признаку, а не обязательно в модальной, что уже было продемонстрировано для мелких млекопитающих (Межжерин и др., 1991). Элиминация особей из всех классов распределения имеет место также при отборе на расширение нормы реакции по пластичным признакам фенотипа (Северцов, 1990). Однако в последнем случае преимущество получают особи с широкой нормой реакции по отбираемым признакам, в то время как в рассмотренном нами примере селективной ценностью обладают особи с сильными генетически обусловленными корреляционными связями.

3.6. ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Различия между половыми группами по изменчивости морфологических признаков у птиц, с одной стороны, видимо, встречаются нечасто, с другой стороны, они не всегда могут быть четко выявлены с помощью традиционных статистических методов. В монографии Л. Н. Добринского (1981) названные различия специальному анализу не подвергаются, хотя данные по некоторым признакам приводятся для обоих полов. Они свидетельствуют о том, что, например, по коэффициенту вариации относительного веса почки нет достоверной разницы между самцами и самками у 12 рассматриваемых видов птиц. Не удалось ее обнаружить и при изучении изменчивости экстерьерных признаков полевого воробья из различных географических популяций (Ростова, Четверикова, 1981). Однако в некоторых других классах позвоночных животных половой диморфизм в изменчивости морфолого-анатомических структур присутствует. В част-

ности, такие данные продемонстрировал А. В. Яблоков (1966) для нескольких видов млекопитающих. Очень сильными оказались обсуждаемые различия у ряда видов и подвидов скальных ящериц, причем большей изменчивостью характеризуются самки (Черепанов, 1986). Следовательно, половые группы могут отличаться по степени изменчивости морфологических признаков. Анализ данного феномена будет способствовать выявлению механизмов формирования изменчивости в природных популяциях животных.

Рассмотрим диаграммы рассеяния особей объединенных выборок самцов и самок воробьиных птиц в координатах I, II компонент (рис. 18). Из рисунка видно, что у береговой ласточки, певчего дрозда и обыкновенного дубоноса облака рассеяния, образуемые самцами, заметно больше по размерам, чем таковые у самок. В меньшей степени, но подобные различия свойственны также домовому воробью и зяблику. Поскольку степень индивидуальной изменчивости определяется величиной облака рассеяния, то можно заключить, что у названных видов самцы отличаются большей изменчивостью по комплексу морфологических признаков. У остальных видов (обыкновенный жулан, пеночка-теньковка, мухоловка-пеструшка, черный дрозд, боль-

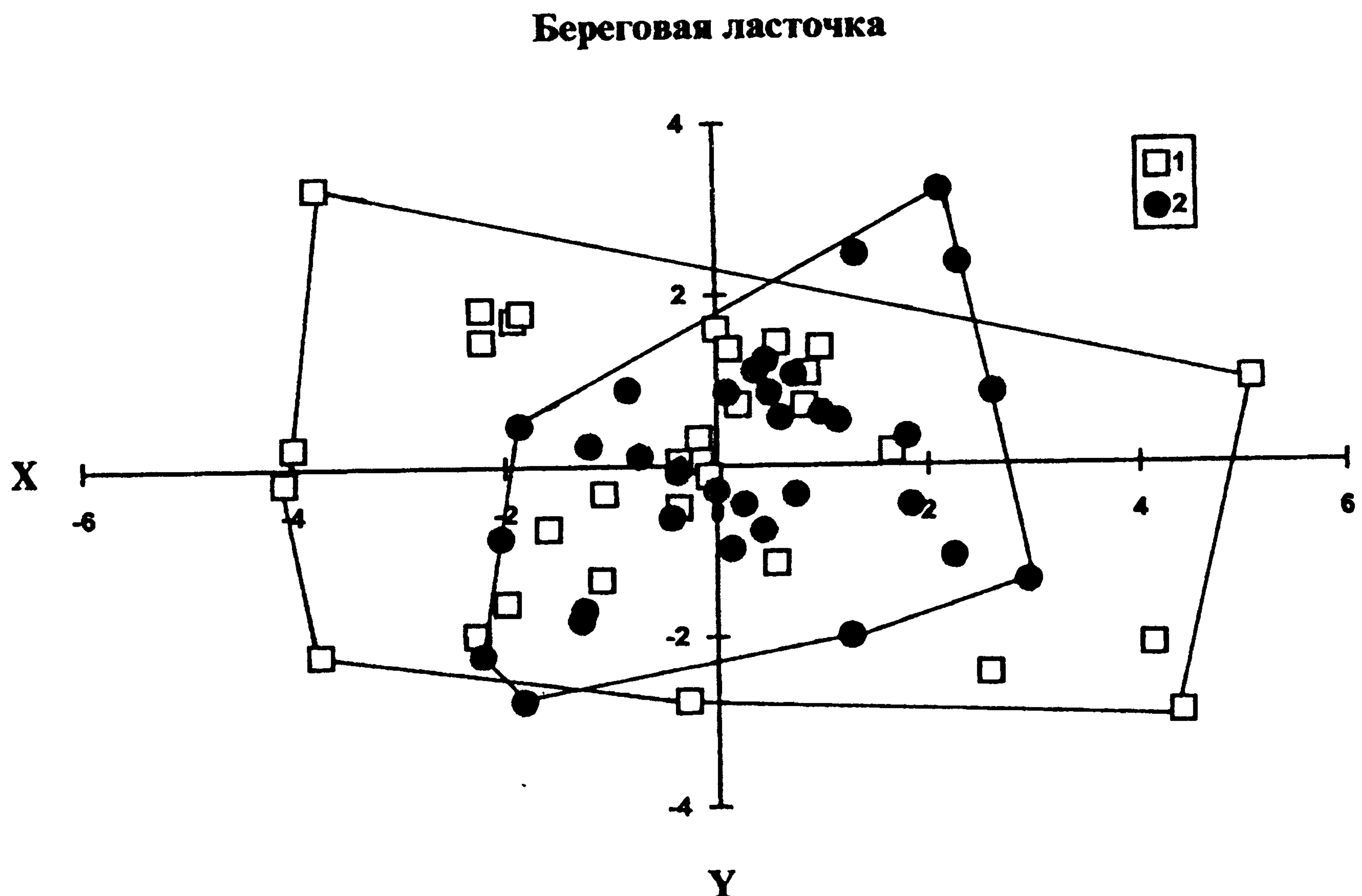
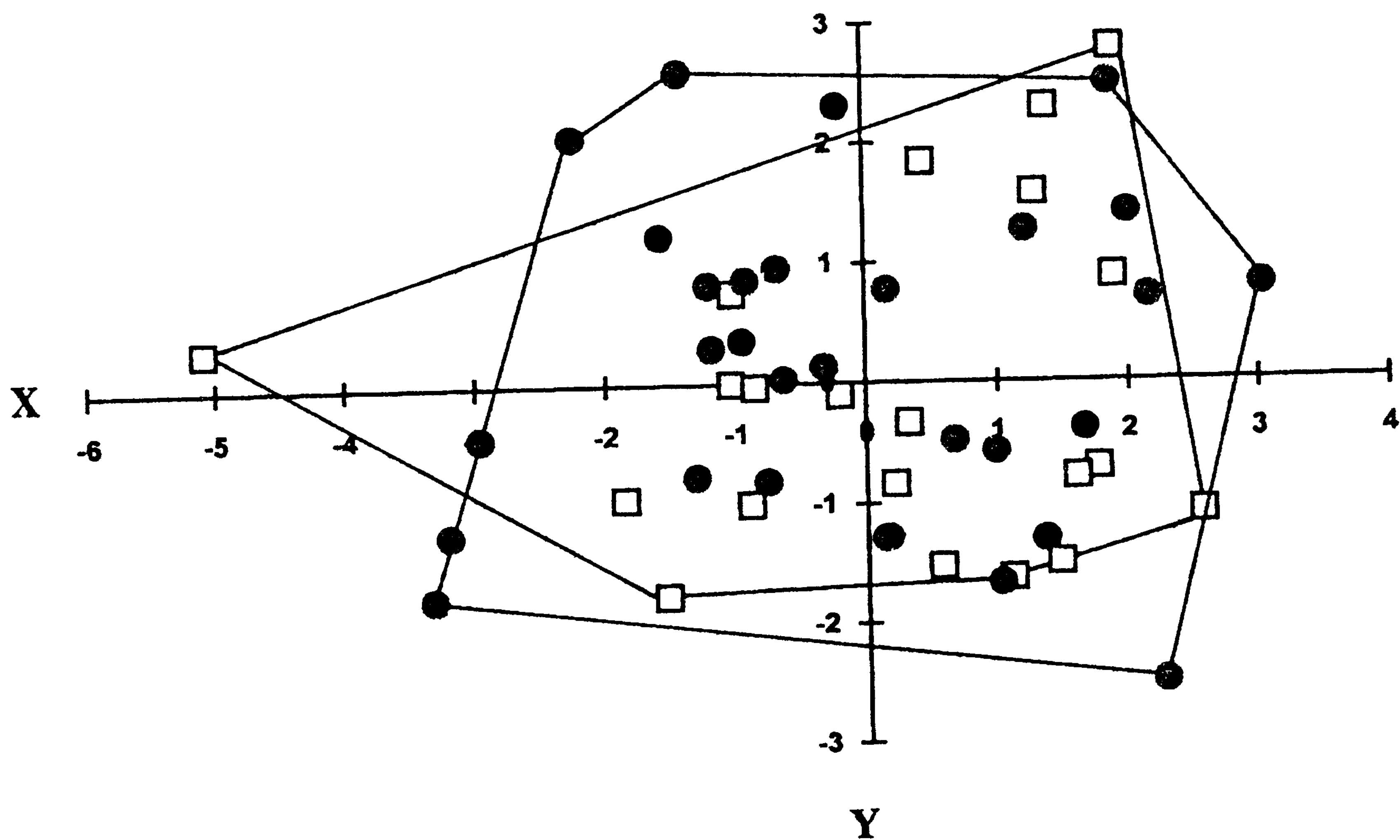


Рис. 18. Распределение особей самцов (*1*) и самок (*2*) в координатах I (ось X), II (ось Y) главных компонент

Обыкновенный жулан



Пеночка-теньковка

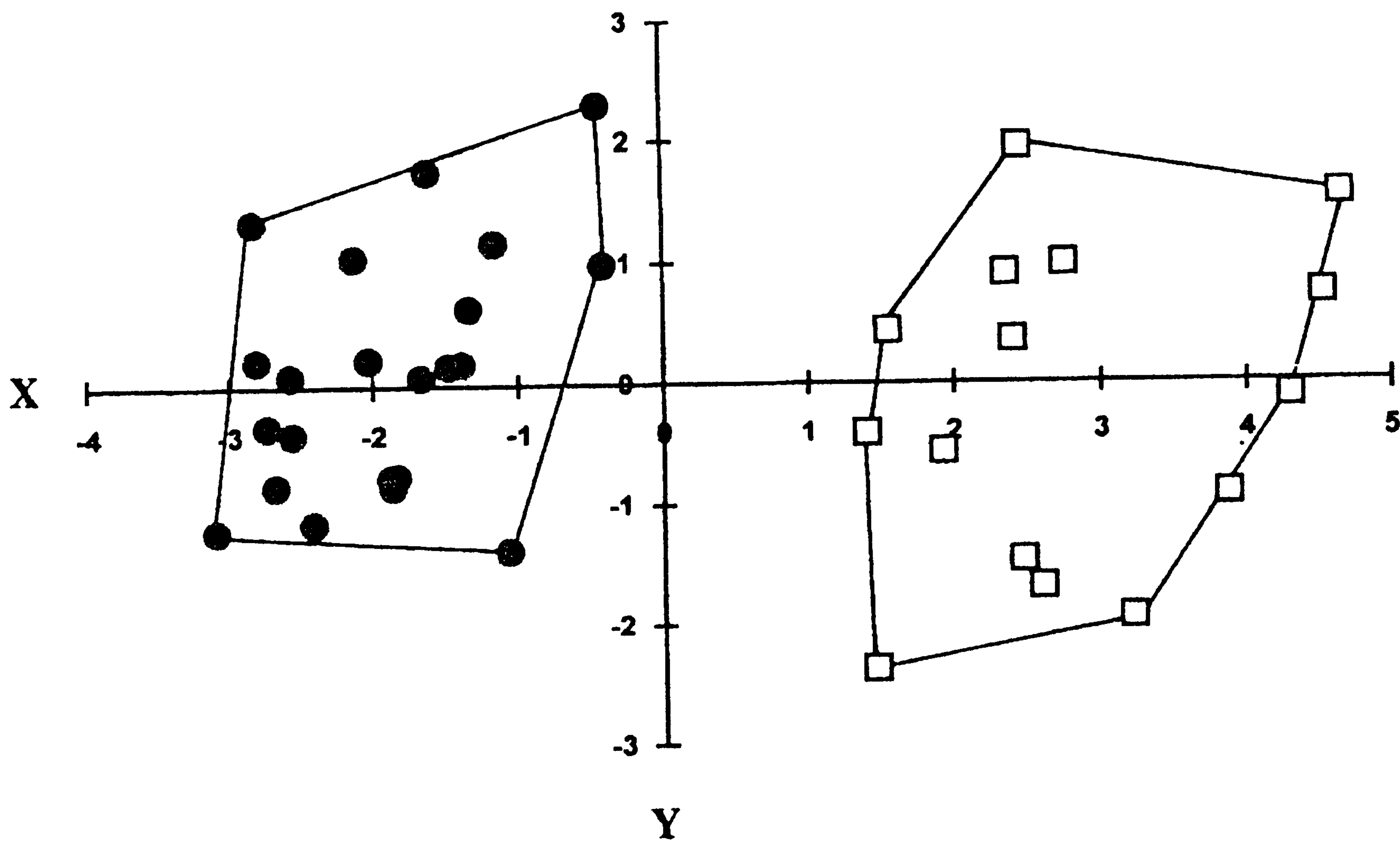
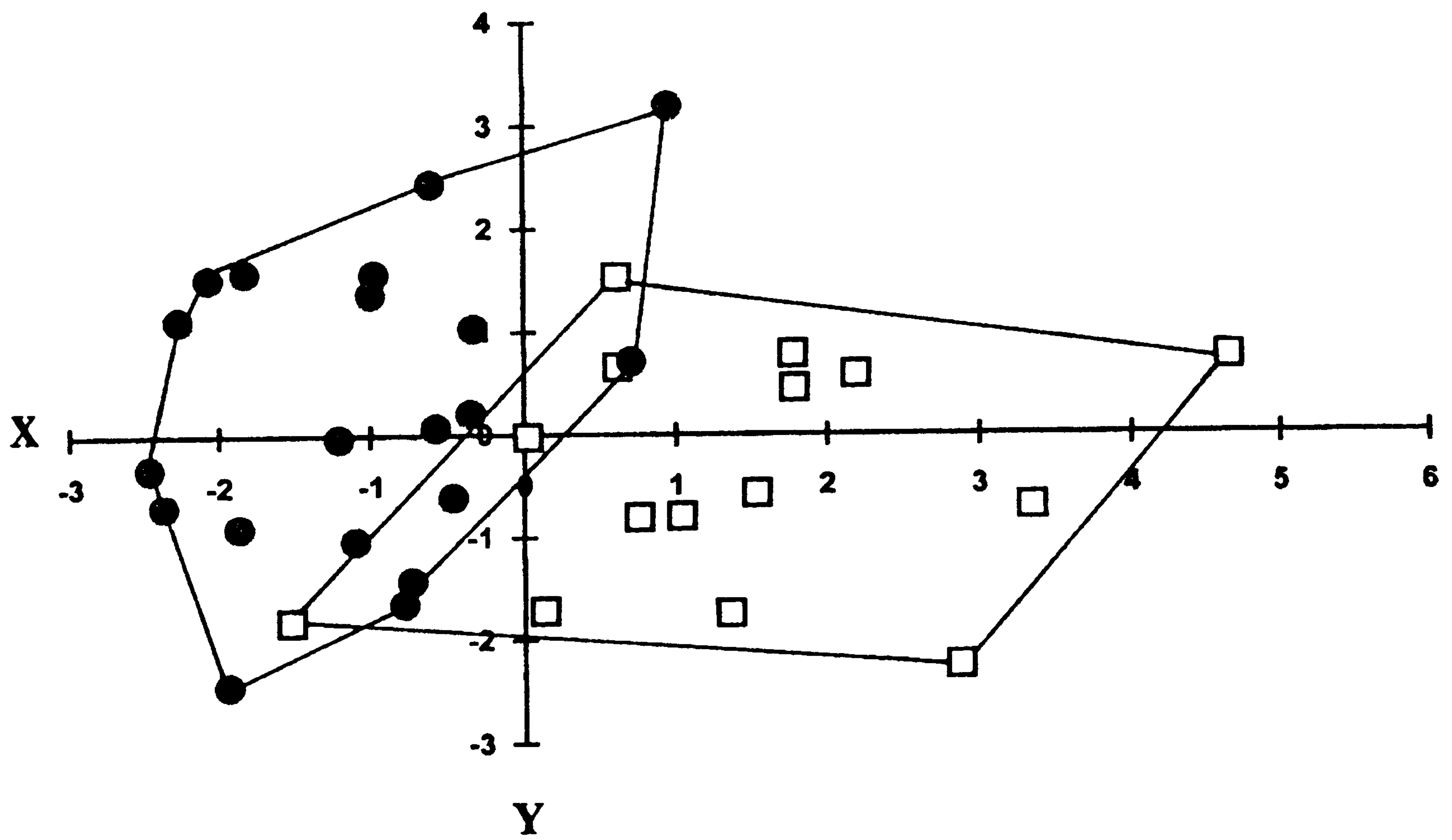


Рис. 18 (п р о д о л ж е н и е)

Мухоловка-пеструшка



Черный дрозд

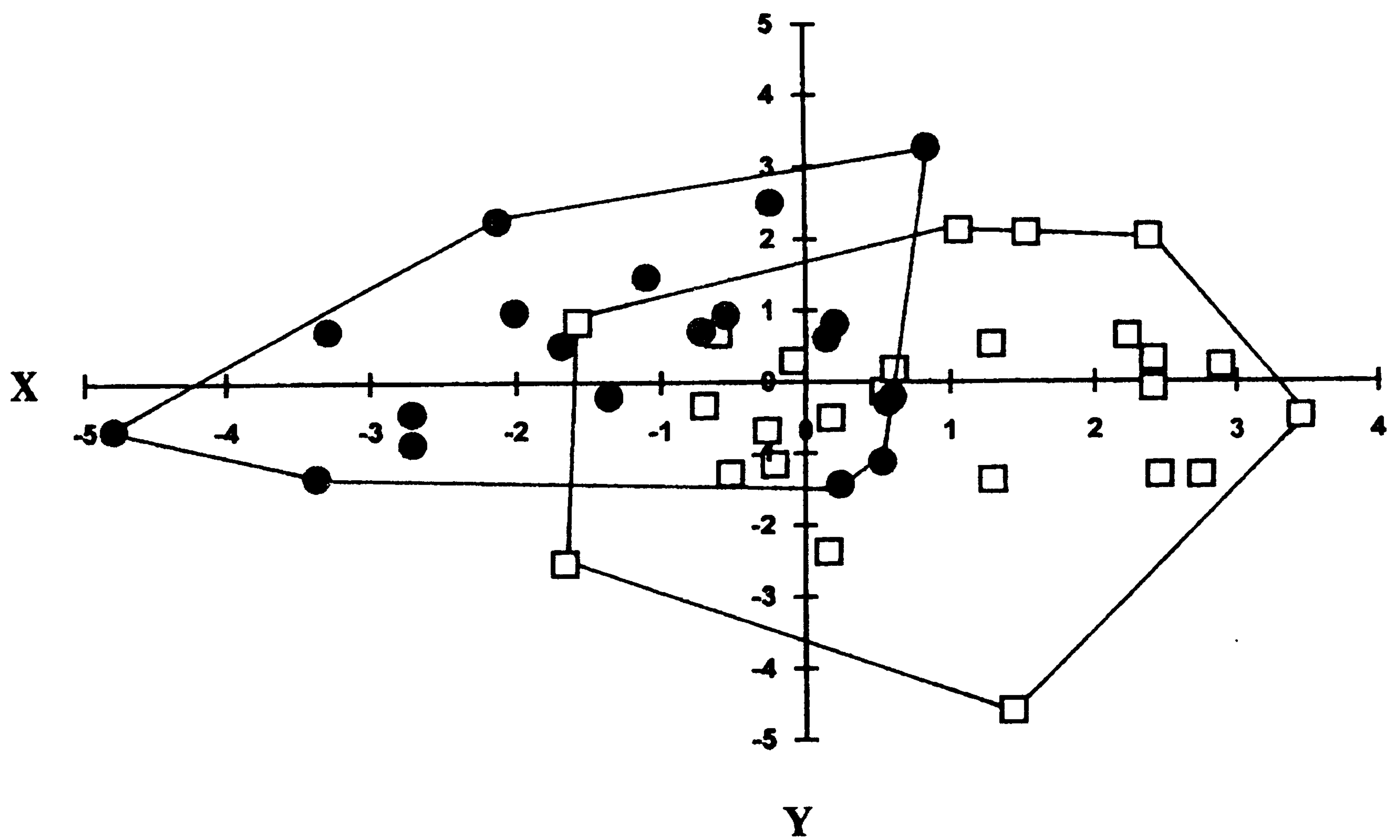
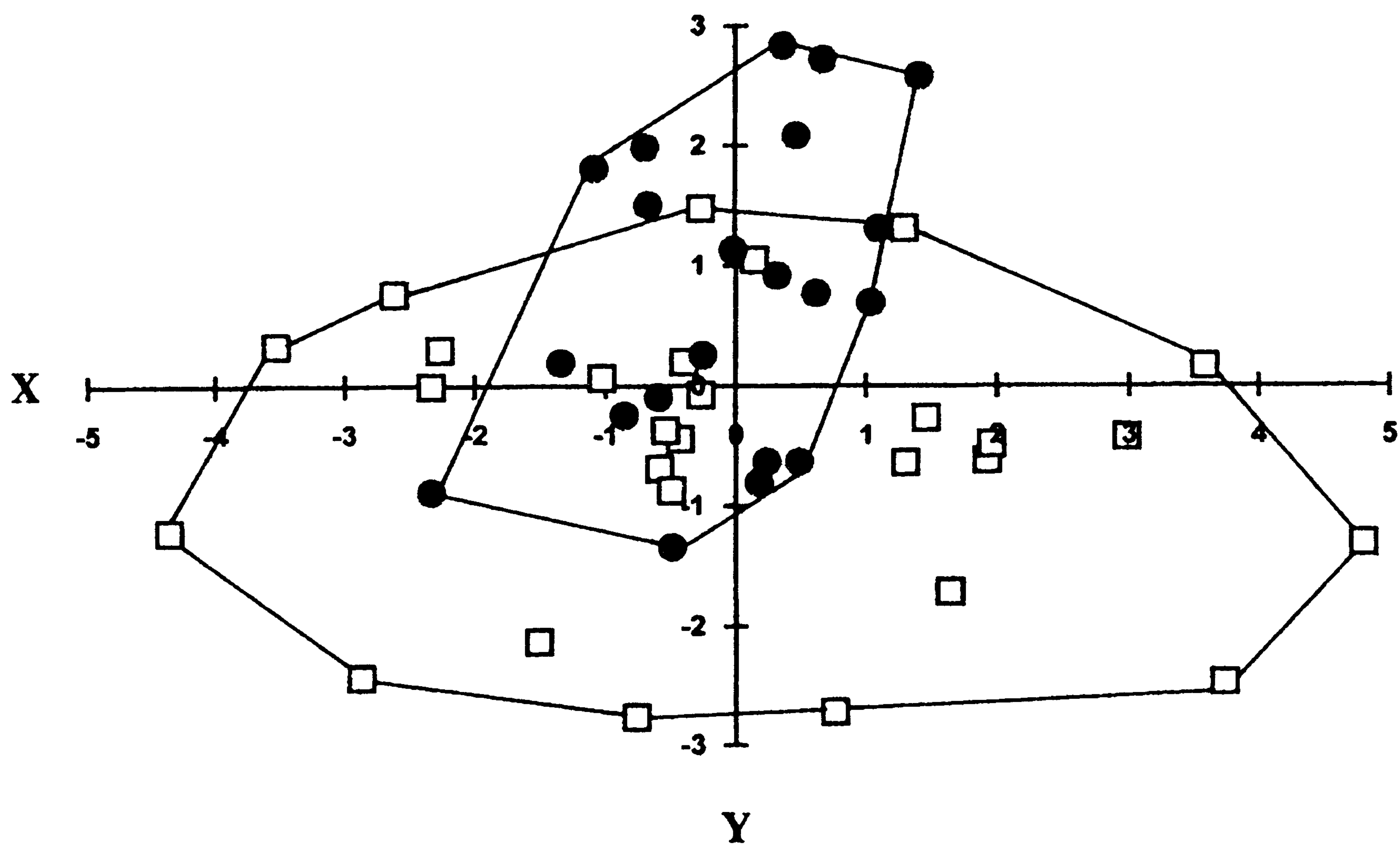


Рис. 18 (п р о д о л ж е н и е)

Певчий дрозд



Большая синица

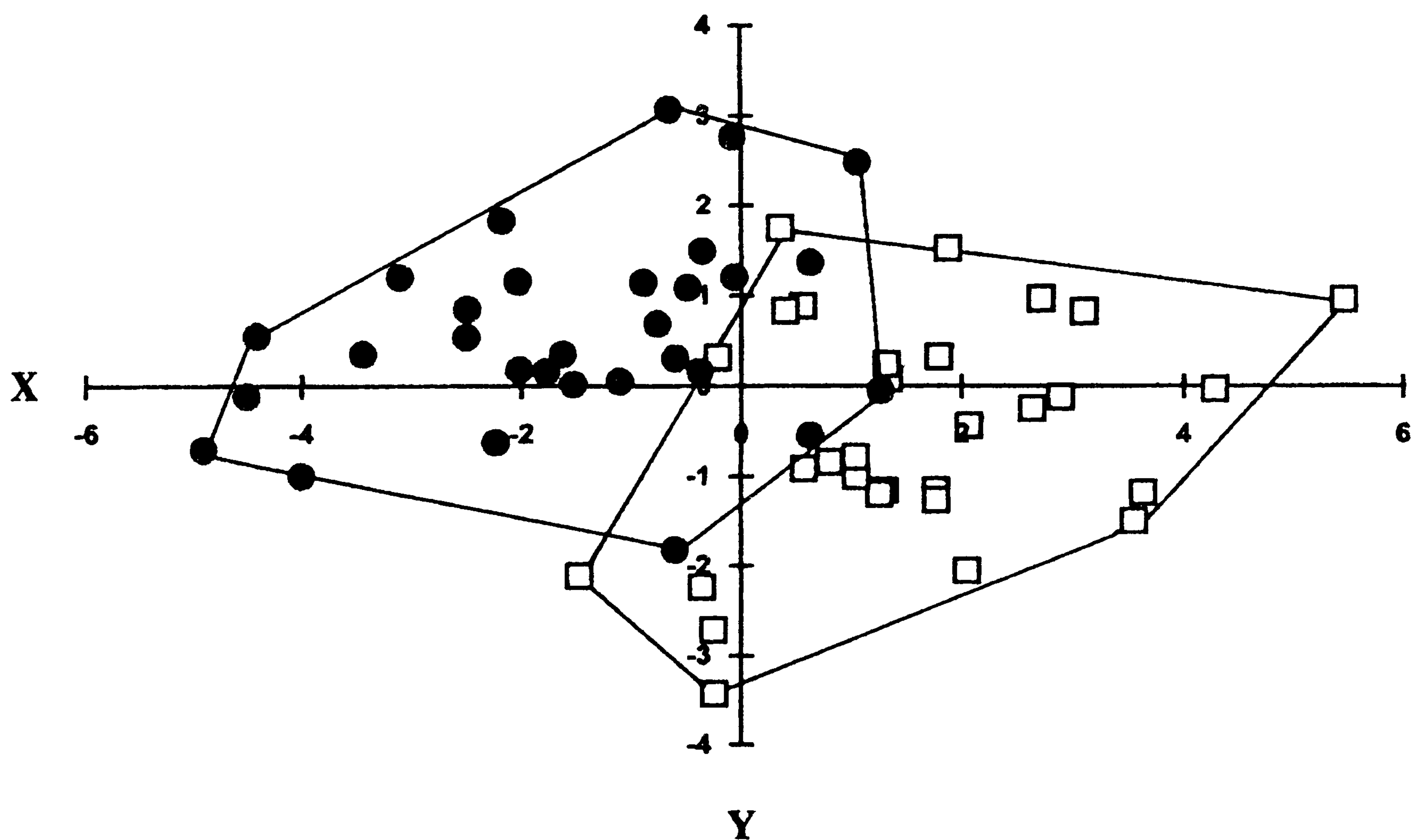
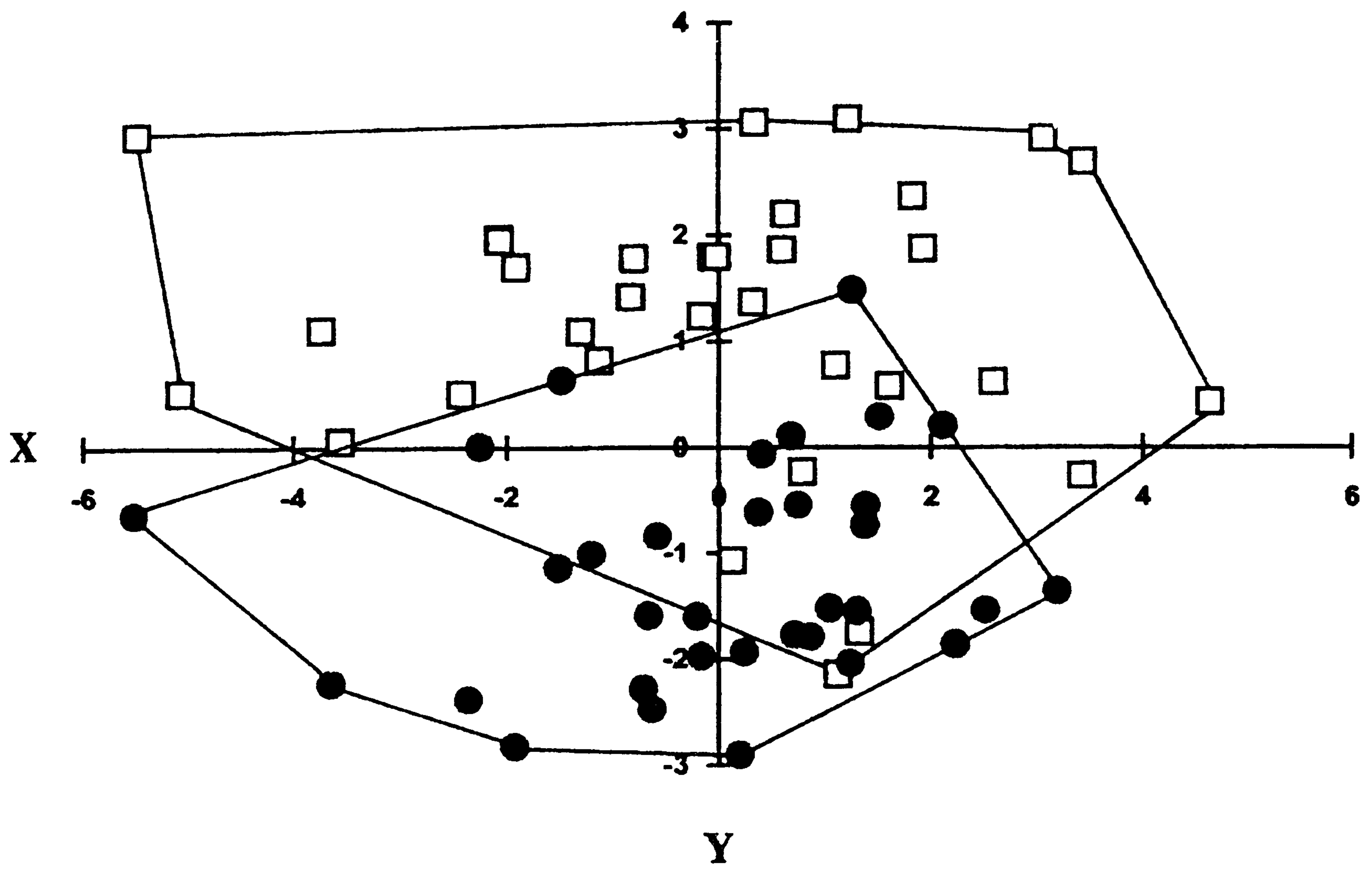


Рис. 18 (п р о д о л ж е н и е)

Домовый воробей



Зяблик

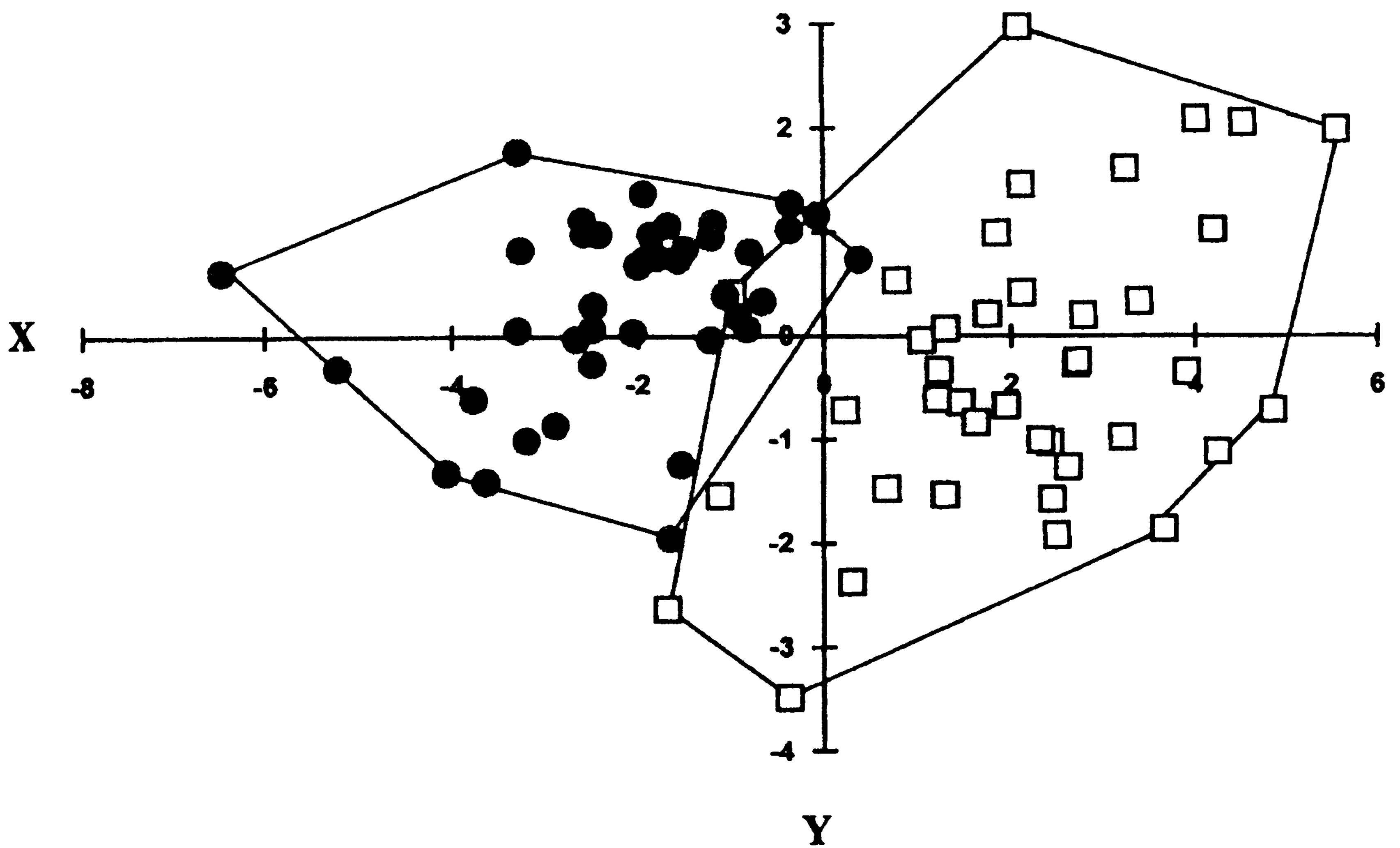


Рис. 18 (п р о д о л ж е н и е)

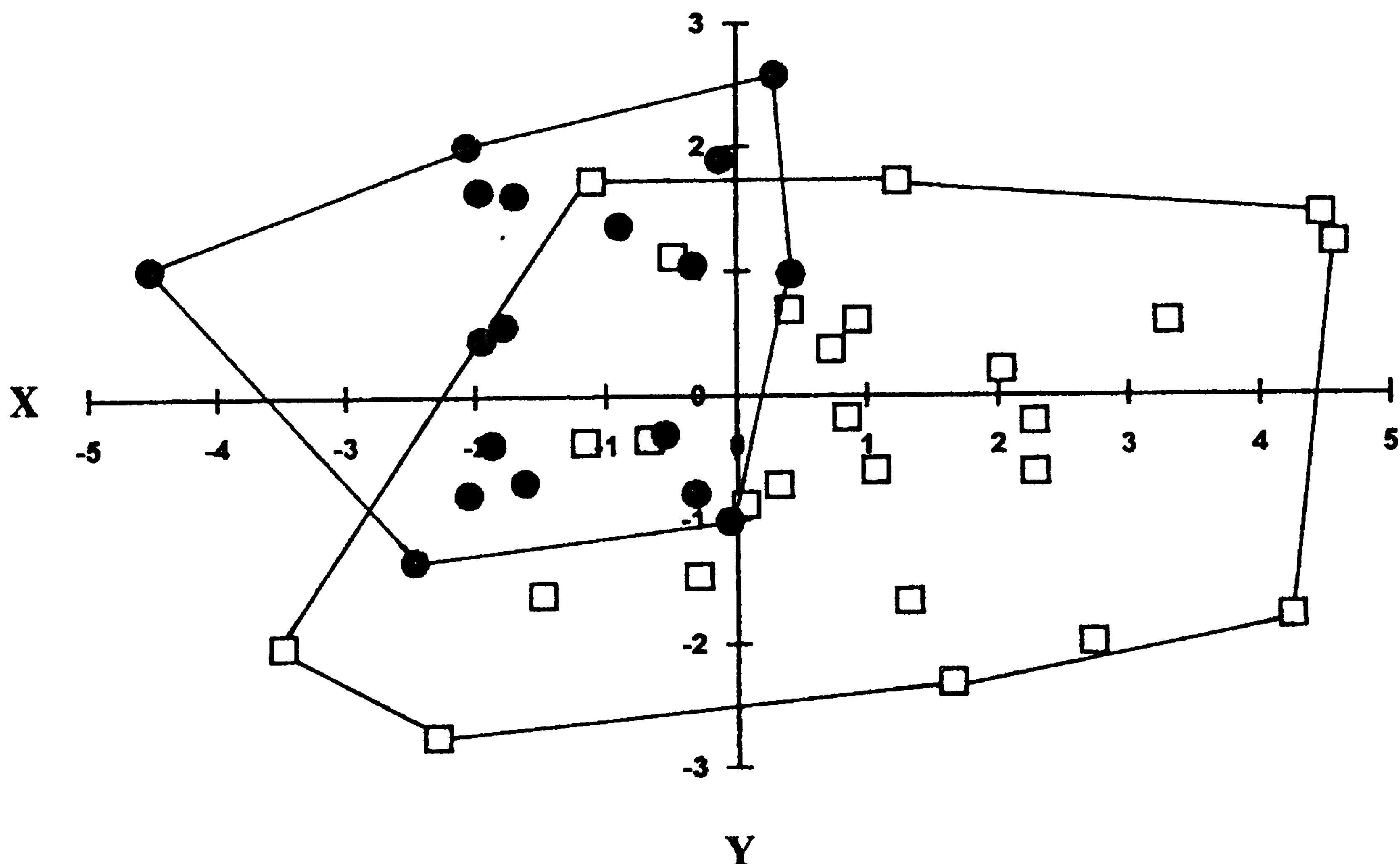


Рис. 18 (окончание)

шая синица) занимаемое половыми группами пространство примерно одинаково, соответственно, у них различия по степени изменчивости отсутствуют.

Выясним теперь, изменчивость каких признаков вносит наибольший вклад в обсуждаемые различия полов. У береговой ласточки первая компонента положительно коррелирует со всеми признаками, но самые высокие коэффициенты имеют скелетные элементы передней и задней конечностей (табл. 7). Со второй компонентой имеют сильную положительную корреляцию признаки летательного аппарата, связь с остальными признаками незначительна. Следовательно, у данного вида первая компонента отражает обобщенные размеры скелетных элементов, вторая — размеры крыла и хвоста. Различия между половыми группами обусловливаются широтой распределения относительно первой компоненты, т.е. у береговой ласточки самцы более изменчивы по скелетным признакам конечностей.

У певчего дрозда бóльший размах варьирования самцов также связан с распределением по первой главной компоненте. Однако здесь она интерпретируется как обобщенный размер тела, поскольку имеет достаточно высокие положительные коэффициенты корреляции почти со всеми признаками, за исключением

Таблица 7

Нагрузки исходных признаков на I (над чертой) и II (под чертой) главные компоненты

Вид	Признак												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
R. riparia	0,5	0,4	0,7	0,4	0,5	0,1	0,4	0,7	0,7	0,5	0,2	0,6	0,7
	0,7	0,7	–0,2	–0,1	0,2	–0,1	–0,1	–0,3	–0,4	0,1	0,8	–0,2	–0,1
L. collurio	0,6	0,6	0,7	—	0,2	0,4	0,3	0,7	0,8	0,4	0,6	—	—
	–0,6	–0,6	0,2	—	0,5	–0,2	0,6	0,5	0,2	0,5	–0,5	—	—
S. borin	0,8	0,9	0,4	—	–0,2	–0,1	0,5	–0,3	–0,3	–0,5	0,8	—	—
	0,2	0,2	0,6	—	0,2	0,3	0,2	0,8	0,8	0,6	0,3	—	—
Ph. collybita	0,9	0,9	0,9	—	–0,3	0,1	0,9	0,9	0,9	0,8	0,9	—	—
	–0,2	–0,2	0,1	—	0,5	0,9	–0,1	0,1	0,3	0,4	–0,1	—	—
F. hypoleuca	0,8	0,8	–0,2	—	0,5	0,6	–0,2	0,2	0,2	0,6	0,8	—	—
	0,2	0,1	0,7	—	–0,2	–0,2	0,1	0,8	0,8	–0,1	–0,1	—	—
T. merula	0,8	0,7	0,6	—	0,2	0,4	0,5	0,7	0,7	0,7	0,7	—	—
	–0,6	–0,6	0,5	—	0,1	–0,1	0,2	0,6	0,6	0,2	–0,6	—	—
T. philomelos	0,5	0,7	0,6	—	0,6	0,1	0,6	0,7	0,7	0,4	0,5	—	—
	–0,7	–0,5	0,4	—	0,2	0,1	–0,1	0,5	0,5	0,1	–0,7	—	—

Окончание табл. 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
P. major	0,8/−0,5	0,8/−0,4	0,8/−0,2	0,4/0,2	0,4/0,4	0,6/−0,1	0,4/0,1	0,8/0,1	0,8/0,1	0,6/0,5	0,7/−0,5	0,6/0,6	0,5/0,6
P. domesticus	0,2/0,9	0,1/0,8	0,8/0,1	0,7/−0,2	0,5/−0,2	0,5/0,1	0,4/0,6	0,8/−0,1	0,8/−0,2	0,7/−0,2	0,1/0,9	0,7/−0,2	0,7/−0,2
F. coelebs	0,9/−0,2	0,8/−0,3	0,9/−0,1	0,5/−0,4	0,5/−0,1	0,5/−0,5	0,9/−0,1	0,7/0,1	0,7/0,1	0,8/0,5	0,8/−0,3	0,6/0,5	0,6/0,5
C. cocco-thraustes	0,7/−0,5	0,8/−0,3	0,8/0,3	—/—	0,6/−0,3	0,8/−0,3	0,5/0,2	0,6/0,7	0,5/0,7	0,6/0,2	0,6/−0,5	—/—	—/—

высоты клюва и длины третьего пальца. Поэтому можно говорить о более высокой изменчивости самцов данного вида по размерам тела в целом.

У домового воробья на первую компоненту дают большие положительные нагрузки все скелетные признаки, кроме длины киля. Вторая компонента имеет очень сильную положительную корреляцию с признаками крыла и хвоста и немного меньшую с длиной киля. В итоге первая компонента характеризует изменчивость скелетных признаков, а вторая отражает преимущественно изменчивость летательного аппарата. По обеим компонентам самцы имеют несколько больший размах варьирования.

Интересная ситуация наблюдается у зяблика. Здесь первая компонента однозначно интерпретируется как общий размер тела с наибольшими нагрузками признаков летательного аппарата, длины киля и медианных частей скелета конечностей. Однако величина изменчивости у обоих полов по совокупности этих признаков сходна. Различия имеются в широте распределения относительно второй компоненты. В целом она слабо коррелирует со всеми признаками, т.е. характеризует малую долю их изменчивости. Сравнительно значимая положительная связь имеется лишь с размерами пальцев и отрицательная — с высотой и шириной клюва. Следовательно, данная компонента отражает пропорции этих групп признаков и именно по ним изменчивость самцов несколько выше.

У обыкновенного дубоноса первая компонента, относительно которой шире размах варьирования самцов, характеризует общие размеры тела с наибольшим участием всех признаков крыла и высоты клюва.

Доля изменчивости, приходящаяся на первые две главные компоненты, у исследуемых видов варьирует от 44,2 % у береговой ласточки до 75,8 % у пеночки-теньковки, составляя в среднем около 55 % (табл. 8). Как свидетельствуют приведенные выше результаты, это оказывается достаточным для выявления половых различий в изменчивости признаков.

Степень перекрывания распределений выборок отражает величину полового диморфизма преимущественно по размерам. Наиболее сильно он выражен у пеночки-теньковки, облака рассеяния здесь полностью разобщены по первой компоненте, самцы существенно крупнее самок. Последнее в меньшей мере свойственно мухоловке-пеструшке, черному дрозду, большой синице, домовому воробью, зяблику и обыкновенному дубоносу. У береговой ласточки и певчего дрозда смещение самцов относитель-

Таблица 8

Доля дисперсии, сосредоточиваемая I, II главными компонентами, %

Вид	I	II	Сумма
R. riparia	28,0	16,2	44,2
L. collurio	28,9	22,1	51,0
S. borin	30,5	23,1	53,6
Ph. collybita	62,9	12,9	75,8
F. hypoleuca	29,7	18,4	48,1
T. merula	33,9	21,0	54,9
T. philomelos	32,0	19,1	51,1
P. major	40,2	14,4	54,6
P. domesticus	34,1	21,5	55,6
F. coelebs	50,8	11,0	61,8
C. coccothraustes	42,0	17,6	59,6

но самок по первой компоненте происходит как в правую, так и в левую стороны, а у обыкновенного жулана и садовой славки облака рассеяния выборок в значительной мере совпадают. Как видно, связь между половым диморфизмом по изменчивости и абсолютным значениям признаков отсутствует.

Итак, уровень изменчивости морфологических признаков половых групп у части видов воробьиных птиц сходен, а у другой части он выше у самцов. Различия чаще проявляются в степени изменчивости обобщенных признаков размера тела, нежели его формы. Причиной обнаруженных половых различий может быть меньшее давление стабилизирующего отбора у самцов по рассматриваемым количественным признакам.

Корреляции признаков у животных всегда изучают с учетом принадлежности особей к определенному полу. Дифференцированный подход вызван тем, что структура и сила взаимосвязей у половых групп часто не совпадают, что свойственно представителям разных классов позвоночных животных. Приведем некоторые примеры из литературы, описывающие указанные различия, а также их возможные причины в интерпретации авторов.

У ушастой круглоголовки уровень корреляции количественных признаков выше у самцов, чем у самок (Вельдре, 1964). Это объясняется тем, что изменчивость данных признаков у самок меньше в связи с их возможно большей смертностью. Имеются у этого вида различия и по структуре взаимосвязей. У самцов

центром плеяды являются признаки задней ноги, а у самок передней, что обусловливается неодинаковой функциональной значимостью разных конечностей у полов. Для самок более важны передние конечности, обеспечивающие эффективное рытье нор для откладки яиц, а для самцов важнее задние конечности, обеспечивающие быстроту передвижений при преследовании самок и драках с соперниками.

У полевого воробья корреляция частей летательного аппарата также сильнее выражена у самцов, чем у самок (Четверикова, 1985). Несколько иная у полов и структура взаимосвязей. Предполагается, что эти особенности обусловливаются различиями полов по двигательной активности (соотношение полета — передвижения по земле), неодинаковым репродуктивным поведением. У сизого голубя в пределах отдельных морф ("сизой" и "черночеканной") самки характеризуются большей интегрированностью признаков. При сравнении же совокупных выборок самцов и самок (обеих морф) половые различия не просматриваются (Ксенц, Москвитин, 1989).

Из млекопитающих соответствующие данные имеются по копытному леммингу *(Dicrostonyx torquatus)* и лесной кунице *(Martes martes)*. У первого вида структура корреляций краниологических признаков у обоих полов оказалась сходной (Прушинская и др., 1984). У лесной куницы число сильных положительных связей в плеяде черепных промеров у самцов больше, чем у самок, а в плеяде мозговой коробки и плеяде размеров тела оно примерно одинаково у обеих половых групп (Рыбцов и др., 1976).

Приведенные примеры указывают на существование достаточно отчетливо выраженной тенденции большей интегрированности морфологических структур у самцов в сравнении с самками. Подобные результаты получены и нами в отношении семи видов воробьиных птиц (Венгеров, 1997а). В дополнение к уже опубликованному рассмотрим характер взаимосвязей признаков у тех видов, по которым имеются выборки для обоих полов (см. рис. 5, параграф 3.3). Корреляционное кольцо самцов береговой ласточки на уровне сечения 0,5 содержит две плеяды. Одна из них объединена признаками летательного аппарата, причем образует малоустойчивую структуру типа "цепь", в которой взаимосвязь ширины крыла и длины хвоста отсутствует. Вторая плеяда обладает большей мощностью, в нее входят шесть признаков и включает она скелетные элементы задней конечности и длину предплечья. Ее ядром являются сильные корреляции между длиной предплечья, голенью и цевкой; признаком-индикатором

выступает длина предплечья. Общее число связей признаков у самок береговой ласточки заметно меньше, хотя они также формируют две плеяды. Это плеяда признаков летательного аппарата, содержащая все возможное число связей, и также полновесная плеяда лапы. Обращает на себя внимание отсутствие у самок корреляций признаков с длиной предплечья, что сразу сильно упрощает корреляционную структуру.

Плеядная организованность признаков у обыкновенного жулана выражена в меньшей степени, чем у предыдущего вида, но половые различия имеются. При принятом уровне сечения у самцов не выделяется плеяда признаков летательного аппарата, хотя значения коэффициентов корреляции близки к 0,5, а у самок есть учитываемая, но слабая связь длины и ширины крыла. У обоих полов существует корреляция длины голени и цевки, но у самок она гораздо слабее и с этими признаками не связаны другие, тогда как у самцов к ним примыкают длина предплечья и киля грудины, т.е. образуется плеяда мощностью в четыре признака. Наконец, только для самцов характерна нечасто встречаемая взаимосвязь длины клюва и третьего пальца.

Половая специфика уровня и структуры корреляций свойственна и пеночке-теньковке. Если признаки летательного аппарата у обоих полов формируют практически равноценные плеяды, то во взаимосвязях скелетных элементов конечностей различия весьма значительны. У самцов все четыре признака конечностей объединены в одну плеяду с сильными корреляциями, а у самок слабо коррелируют только длина предплечья и цевки. Также слабая, выделяющаяся только у самок взаимосвязь длины клюва и цевки.

Полностью совпадает плеядная организованность анализируемых структур у самцов и самок мухоловки-пеструшки. Обоим полам присуща полновесная плеяда признаков летательного аппарата и сильная корреляция длины голени и цевки.

Гораздо сложнее соотношения корреляционных колец у половых групп черного дрозда. Общим для них является только наличие плеяды в летательном аппарате, в остальном же они заметно различаются. У самцов, наряду с указанной, имеется еще одна более мощная плеяда, включающая в себя шесть скелетных признаков конечностей и грудины. Ее признаком-индикатором выступает длина голени. Особенностью самок являются сильные корреляции пальцев ног, образующие ядро плеяды, куда также входят длина предплечья, голени и цевки. Индикатор здесь —

длина второго пальца. Кроме того, у самок имеется слабая корреляция длины и ширины клюва.

Различия корреляционной структуры самцов и самок певчего дрозда обусловливаются в основном взаимосвязями признаков летательного аппарата. Если у самок они вообще не выделяются на данном уровне сечения кольца, то у самцов образуется ядро плеяды, к которому примыкает и длина клюва. Последний признак коррелирует также с длиной предплечья.

Число и состав плеяд у обоих полов большой синицы почти полностью совпадают, за исключением того, что у самок на один учитываемый коэффициент больше. Однако у самцов гораздо выше уровень корреляций в плеяде признаков летательного аппарата, особенно высок он между длиной и шириной крыла.

Самки домового воробья характеризуются тремя четко дифференцированными плеядами, которые в среднем свойственны всем воробьинообразным. У самцов такие корреляции тоже есть, но к ним прибавляется еще множество других, и структура кольца становится иной. В частности, все скелетные признаки передних и задних конечностей, а также длина и высота клюва собраны в одну большую плеяду. В ней наиболее сильны корреляции между медианными частями конечностей и между пальцами ног, т.е. в пределах плеяд, выделяемых у самок.

Идентичны состав и число плеяд у половых групп зяблика, но есть различия по уровню корреляций. У самцов он в большинстве случаев заметно выше.

У обыкновенного дубоноса самцы отличаются от самок более сложной структурой корреляций. Все признаки у них, за исключением длины киля грудины, объединяются в одну плеяду. У самок имеющиеся плеяды чаще сформированы не полностью, однако здесь более сильны корреляции размеров клюва.

Таким образом, самцы большинства видов характеризуются более сильными корреляциями признаков и часто более сложной их структурой. Это достаточно отчетливо выражено у береговой ласточки, пеночки-теньковки, певчего дрозда, большой синицы, домового воробья, зяблика, обыкновенного дубоноса. У обыкновенного жулана различия слабее, у мухоловки-пеструшки они не просматриваются, а у черного дрозда некоторые взаимосвязи признаков более сильными выглядят у самок.

Как уже отмечалось, силу взаимосвязей признаков в плеядах и в полных матрицах наилучшим образом характеризуют средние значения коэффициентов детерминации. Поскольку плеядная организованность морфологических структур имеет половую

специфику, а для сравнения половых групп необходимо вычислять детерминированность в одних и тех же группах признаков, сделаем это по отношению к усредненным плеядам, описанным для всех воробьиных (см. параграф 3.2). Такой подход вполне допустим еще и потому, что у всех рассматриваемых видов эти плеяды на корреляционных кольцах выражены в полном или частичном виде.

Результаты вычислений показывают, что средние значения коэффициентов детерминации по отдельным плеядам или по целым матрицам, а также доля средних и высоких коэффициентов корреляции у самцов в подавляющем большинстве случаев выше (табл. 9). По плеяде I различия достоверны ($p < 0,05; 0,01$) у большой синицы, пеночки-теньковки, певчего дрозда; по плеяде II — у пеночки-теньковки, обыкновенного дубоноса, береговой ласточки; по плеяде III — у зяблика; по полной матрице — у домового воробья и обыкновенного дубоноса; по доле коэффициентов от 0,5 и выше — у домового воробья. У черного дрозда в плеяде III средний коэффициент детерминации достоверно больше у самок. Следует отметить, что статистическая значимость различий зависит не только от абсолютной разницы сравниваемых значений, но и от числа вариант в совокупностях, а их в каждой плеяде всего три. Поэтому уровня достоверности достигают только сильные различия.

Изложенный выше материал позволяет заключить, что в изменчивости и корреляциях морфологических признаков птиц существуют особенности, связанные с полом. Для самцов характерны более сильная корреляция признаков, что наблюдается почти у всех исследуемых видов, и нередко большая их изменчивость. Такое явление можно рассматривать как частный случай полового диморфизма, который проявляется у многих, но не у всех видов.

Известно, что различия по вторичным половым признакам у животных своим происхождением обязаны как обычному естественному отбору, так и его частной форме — половому отбору, хотя провести четкую грань между ними в большинстве случаев невозможно. Половой отбор имеет место в однополых группировках в процессе соревнования за возможность участия в размножении и ведет к усилению или образованию диморфизма по признакам, способствующим привлечению особей противоположного пола или дающим преимущества в схватках с соперниками (Шмальгаузен, 1969). Большинство случаев проявления полового диморфизма у птиц обязано действию полового отбо-

Таблица 9

Средние значения коэффициентов детерминации у самцов (над чертой) и самок (под чертой)

Вид	n	Параметр					
		I	II	III	X	XIII	% 0,5
Riparia riparia	32 / 33	0,29±0,10 / 0,39±0,04	0,64±0,02 / 0,18±0,08	0,34±0,07 / 0,36±0,05	—	0,11±0,02 / 0,07±0,01	0,15±0,04 / 0,09±0,03
Lanius collurio	21 / 30	0,21±0,03 / 0,36±0,09	0,45±0,07 / 0,20±0,12	—	0,10±0,02 / 0,09±0,02	—	0,09±0,04 / 0,04±0,03
Phylloscopus collybita	22 / 22	0,64±0,07 / 0,38±0,03	0,59±0,09 / 0,13±0,07	—	0,16±0,03 / 0,09±0,02	—	0,20±0,06 / 0,13±0,06
Ficedula hypoleuca	22 / 58	0,35±0,02 / 0,35±0,02	0,15±0,14 / 0,24±0,12	—	0,09±0,02 / 0,08±0,02	—	0,09±0,04 / 0,09±0,04
Turdus merula	38 / 20	0,48±0,13 / 0,43±0,12	0,45±0,10 / 0,26±0,16	0,29±0,07 / 0,71±0,03	—	0,09±0,02 / 0,12±0,02	0,15±0,04 / 0,14±0,04
Turdus philomelos	28 / 21	0,46±0,05 / 0,13±0,02	0,39±0,14 / 0,30±0,17	0,50±0,03 / 0,50±0,16	—	0,14±0,02 / 0,10±0,02	0,13±0,04 / 0,05±0,02
Parus major	47 / 39	0,56±0,04 / 0,30±0,04	0,29±0,07 / 0,39±0,12	0,36±0,06 / 0,44±0,02	—	0,09±0,01 / 0,09±0,02	0,09±0,03 / 0,11±0,03
Passer domesticus	62 / 73	0,35±0,03 / 0,47±0,06	0,62±0,04 / 0,47±0,08	0,49±0,01 / 0,42±0,04	—	0,15±0,02 / 0,09±0,02	0,24±0,05 / 0,12±0,03
Fringilla coelebs	49 / 52	0,54±0,05 / 0,40±0,06	0,50±0,07 / 0,45±0,01	0,53±0,06 / 0,33±0,06	—	0,11±0,02 / 0,11±0,02	0,12±0,04 / 0,12±0,04
Coccothraustes coccothraustes	26 / 20	0,27±0,02 / 0,27±0,11	0,53±0,08 / 0,32±0,02	0,49±0,01 / 0,33±0,08	—	0,17±0,02 / 0,11±0,02	0,19±0,04 / 0,12±0,03

Примечание. I, II, III — номера плеяд; X, XIII — полные матрицы на основе 10, 13 признаков; % 0,5 — доля (от 1) коэффициентов корреляции в матрице от 0,5 и выше.

ра. Развитие вторичных половых признаков у самцов требует дополнительных энергетических затрат, и его степень может положительно коррелировать с жизнеспособностью особей (Майр, 1968; Moller, Lope, 1994). Половые различия, связанные с присут-

ствием у самок птиц покровительственной окраски, есть результат действия обычного отбора, направленного на защиту самки и ее потомства (Шмальгаузен, 1969). Существует предположение, что размерный диморфизм у хищных птиц связан с разделением супружеских обязанностей по охране и выкармливанию птенцов (Дементьев, 1940) и избирательностью корма. Итак, половой диморфизм птиц чаще представляет собой результат полового отбора, но в него вносит свой вклад обычный отбор, обусловленный особенностями взаимодействия половых групп с внешней средой.

Объяснение половой специфики корреляций морфологических признаков вряд ли может быть простым, так как на взаимосвязи признаков влияет множество факторов. Самцы и самки отличаются не только физиологически, но и по генетической структуре группировок, по экологическим характеристикам (Шварц, 1980). Все перечисленные свойства в той или иной степени могут воздействовать на величину и структуру корреляций. Исходную же причину рассматриваемых различий, видимо, составляют экологические особенности половых групп. Хорошо известно, что самцы и самки у воробьиных птиц выполняют неодинаковые функции в выведении и воспитании потомства, у них могут не совпадать сроки и пути кочевок и миграций. Например, путем детальных исследований установлено, что у самцов зяблика в гнездовой период преобладают активные формы продуктивного поведения. Более половины бюджета времени (62,5 %) у них уходит на патрулирование и охрану территории, сопровождение и охрану самки. У последней основную часть времени продуктивного поведения (82 %) занимают насиживание яиц, обогрев и выкармливание птенцов (Ильина, 1982). Подобное разделение труда свойственно многим другим воробьинообразным. Половые различия в сроках миграции зяблика даже послужили причиной его видового названия. Так, весенняя миграция самцов зяблика через Куршскую косу опережает таковую у самок на две недели (Паевский и др., 1975). Эти и другие существенные экологические особенности полов неизбежно сказываются на действии основного фактора, регулирующего величину изменчивости и корреляции признаков, — стабилизирующего отбора.

И. И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что основное значение стабилизирующей формы отбора состоит не в сохранении установившейся нормы, хотя и это крайне важно, а в том, что под его воздействием происходит стабилизация процессов инди-

видуального развития. Корреляционные системы организмов все более совершенствуются и приобретают роль регуляторных механизмов онтогенеза. Если действие стабилизирующего отбора существенно ослабляется, что, например, происходит при искусственном отборе у домашних животных, то корреляционные системы расшатываются и могут распадаться.

Процесс естественного отбора во всех его формах в природных популяциях реализуется через борьбу за существование, т.е. через весь комплекс взаимодействий организмов с внешней средой. Чем большей напряженностью характеризуются данные взаимодействия, тем интенсивнее стабилизирующий отбор и тем сильнее выражены эффекты стабилизации индивидуального развития. Все это дает основания полагать, что различия между самцами и самками рассматриваемых видов воробьиных птиц по силе и структуре корреляций признаков обусловлены неодинаковой интенсивностью стабилизирующего отбора в половых группировках. У самцов стабилизирующий отбор сохраняет фенотипы в более широком размерном диапазоне только при условии их достаточно высокой морфологической интегрированности. Конечно, этот процесс свойствен обеим половым группам, но у самцов часто он выражен сильнее. Как уже отмечалось, причиной этих различий могут быть экологические особенности полов. Степень проявления половой специфики корреляций признаков у разных видов неодинакова, что обусловливается различиями в экологических нишах видов, а также по всей совокупности внутри- и межвидовых отношений.

Ведущая роль экологических факторов в образовании половых различий по корреляциям признаков подтверждается еще тем, что они, так же, как и различия по величине изменчивости, не связаны с наличием или степенью развития полового диморфизма по окраске и размерам. Например, среди исследуемых птиц есть виды с хорошо выраженным окрасочным диморфизмом (обыкновенный дубонос, домовый воробей) и почти полным его отсутствием (пеночка-теньковка, певчий дрозд), но у всех есть сильные половые различия по корреляциям. Это в полной мере относится и к проявлениям размерного полового диморфизма. У пеночки-теньковки, зяблика, обыкновенного дубоноса половой диморфизм выражен в размерах, у береговой ласточки и певчего дрозда он едва заметен, но всем перечисленным видам свойственны половые особенности в корреляциях. Однако и роль полового отбора тоже нельзя отрицать полностью, поскольку

высокая корреляция признаков летательного аппарата у самцов может давать им преимущества при драках с соперниками.

Результаты проведенного анализа имеет смысл рассмотреть также с позиций гипотез В. А. Геодакяна (1974), объясняющих эволюционное значение дифференциации полов. Напомним, что их исходные положения и основные формулировки заключаются в следующем: мужской пол подвержен большей смертности; у мужского пола выше фенотипическая дисперсия; мужской пол находится в более тесных взаимоотношениях со средой, и в данной популяционной подсистеме в большей степени реализуется движущая форма отбора, тогда как у женского пола — стабилизирующая; норма реакции мужского пола ниже нормы реакции женского пола; у мужского пола выше филогенетическая пластичность, а у женского пола — онтогенетическая пластичность.

В нашу задачу не входит выяснение различий в уровнях смертности полов у птиц. Стоит лишь подчеркнуть, что результаты исследований в этом направлении свидетельствуют об отсутствии достоверной разницы в смертности полов или же обнаруживается слабая тенденция большей смертности самок (Паевский, 1985, 1993). На возможность более высокой смертности самок у птиц, особенно у моногамных видов, указывал и В. А. Геодакян (1974). Это связывается с тем, что гомогаметным полом, которому свойственна большая способность противостоять неблагоприятным воздействиям среды, у птиц являются самцы. Невысокие различия в выживаемости обусловливают небольшое преобладание самцов в популяциях у большинства изученных в данном отношении видов птиц (Паевский, 1993).

Что касается других положений гипотез, то результаты данной работы в основном согласуются с ними, но в то же время свидетельствуют об отсутствии их универсальности. Наибольшее подтверждение находит тезис о более высокой филогенетической пластичности мужского пола, что проявляется в силе корреляций признаков. Эволюционная роль онтогенетических корреляций заключается прежде всего в том, что благодаря им эволюционные изменения, затрагивающие одни признаки, согласованно происходят и в других, коррелирующих с ними признаках. Все это существенно ускоряет эволюционные преобразования организмов, способствует созданию гармоничных фенотипов (Северцов, 1912; Шмальгаузен, 1982). Помимо этого, корреляции способствуют формированию в популяции скрытого резерва генетической изменчивости, увеличивая тем самым ее эволюционный

потенциал (Шмальгаузен, 1982). В итоге организмы, обладающие более сильной и структурированной системой корреляций, в эволюционном плане более прогрессивны. Этот вывод вполне распространим и на половые внутрипопуляционные группы, т.е. мы можем говорить, что те из них (в нашем случае это почти всегда самцы), которые отличаются более сложной и сильной системой корреляций, эволюционно более пластичны.

Таким образом, половые различия в уровне и структуре корреляций морфологических признаков птиц своим происхождением скорее всего обязаны специфике взаимодействий полов с внешней средой. Различный образ жизни половых групп приводит к тому, что они подвергаются неодинаковым силам отбора (Шварц, 1980). Судя по всему, у воробьиных птиц он более жесткий по отношению к самцам, причем это касается проявлений не в абсолютных значениях признаков, а в их согласованной изменчивости. В многообразии экологических и морфологических свойств организмов не всегда удается четко выделить только те из них, которые способствуют привлечению особей противоположного пола или выигрышу в схватках с соперниками. Можно полагать, что самцы с более интегрированным фенотипом будут иметь в этом отношении больший успех, т.е. данное свойство должно находить поддержку и в половом отборе.

3. 7. ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ И КОРРЕЛЯЦИИ ПРИЗНАКОВ В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ

При освоении птицами урбанизированной среды у них происходят определенные изменения экологических характеристик, которые в общем сходны у большинства видов. Это использование кормов антропогенного происхождения, обычно пищевых отбросов на мусорках и свалках; размещение гнезд в несвойственных виду местах, чаще всего это разнообразные сооружения человека; повышение плотности населения и тенденция к колониальному гнездованию у одиночно-территориальных видов; переход к оседлому образу жизни; ранние и более длительные сроки размножения, при этом увеличивается число кладок в году и их средняя величина; снижение пугливости и выработка поведенческих реакций, направленных на тонкую дифференцировку антропогенных источников опасности. По каждому из обозначенных направлений имеется обширная литература, иллюстрирующая особенности проявления изменений экологии в городской среде у различных видов и в разных географических регионах.

А. А. Вахрушев (1988), развивая представления более ранних исследователей (Новиков, 1964, 1965; Владышевский, 1973, 1975 и др.), выделяет три типа изменений видов при синантропизации: изменения в пределах существующей видовой адаптивной нормы, дестабилизация нормы и возникновение новых адаптаций. Перечисленные выше изменения экологических особенностей в основном относятся к первому типу, хотя у отдельных видов те или иные особенности могут быть причислены ко второму и третьему типам. Последнее принципиально важно, поскольку возникновение новых адаптаций является свидетельством микроэволюционных преобразований.

В гораздо меньшей степени изменения коснулись морфологических характеристик птиц, что является вполне закономерным, так как формирование морфолого-анатомических признаков организмов находится под жестким контролем генетических факторов. Направленное изменение последних — процесс достаточно длительный, существование же урбанизированных популяций у большинства видов исторически недолговременно, поэтому специфические морфологические черты в большинстве случаев еще не проявились (Дроздов, 1967). У тех видов, где данные черты уже есть, они касаются преимущественно особенностей окраски оперения. Наиболее ярким примером здесь служит окрасочный полиморфизм синантропных популяций сизого голубя. Если дикие популяции данного вида мономорфны, то в городах встречаются птицы весьма разнообразной окраски, в изменчивости которой выделяют следующие морфы (Обухова, Креславский, 1984): сизая, соответствует дикому типу; черно-чеканная, или меланистическая; сизо-чеканная, или переходная; гибридная, включающая в себя все остальные варианты окраски. Доля меланистов и переходной морфы возрастает в ряду сельская местность — окраина города — центр крупного города, что свидетельствует о связи меланизации со специфическими условиями городской среды. Например, на окраинах Москвы меланисты составляют 41,3 % особей, в центре — в среднем 56,3 %, достигая в отдельных колониях 80 % особей (Обухова, Креславский, 1984). Оказалось, что черно-чеканные и сизо-чеканные особи в сравнении с сизой морфой обладают существенно большей социальностью, что позволяет им создавать крупные и плотные скопления на кормежке, гнездовании и ночевках. Все эти особенности имеют очень важное значение для более эффективного использования обильных пищевых ресурсов, сосредоточенных на урбанизированных территориях (Обухова, Креславский, 1985; Обухова, 1988).

Следующим видом, у которого в городских условиях обнаружено повышение изменчивости окраски оперения и клюва, является кряква. Необходимо сразу отметить, что частота отклонений окраски от дикого типа у данного вида несравнимо ниже, чем у сизого голубя. Так, в популяции птиц г. Санкт-Петербурга доля аномальных особей составляет всего 0,5—0,7 % (Кошелев, Храбрый, 1986), примерно столько же их в московской городской популяции (Авилова и др., 1994). В то же время в Западной Европе, где урбанизированные популяции кряквы имеют более длительную историю, частота особей с отклонениями в окраске может достигать 13,2 % (Hoerschelmann, Schulz, 1984; цит. по: Кошелев, Храбрый, 1986).

У городских популяций более часты случаи полного или частичного альбинизма. Последний правильнее называть лейцизмом (Thiede, 1987). В популяции домового воробья г. Москвы доля частичных альбиносов среди самцов составляет 1,2 %, среди самок — 2,9 %, тогда как в сельских районах Подмосковья подобные аберрации крайне редки (Ильенко, 1976). Повышение частоты альбинизма связывается с нарушением кормового рациона птиц в городах, а также со стрессовыми перегрузками (Ирисов и др., 1990). Возрастание доли аберрантных форм отмечено у сизого голубя в колониях г. Чернобыля, что скорее всего вызвано радиационным загрязнением среды (Обухова, 1990).

Таким образом, изменения в окраске в урбанизированных популяциях птиц могут вызываться различными причинами. Чаще они обусловливаются ослаблением давления отбора, вследствие этого повышается вариабельность прежде всего нейтральных признаков, что не ведет к изменениям приспособленности. Однако на основе подобной неадаптивной изменчивости, при условии длительного периода накопления мутаций и, видимо, уже направленного отбора на приспособленность к специфическим условиям городской среды, формируется устойчивый окрасочный полиморфизм. С определенными морфами коррелируют некоторые адаптивные экологические, физиологические и поведенческие особенности птиц. Наконец, изменчивость может быть вызвана разнообразными вредными для организмов факторами, будь то недостаток белкового корма или загрязнение среды.

Перейдем далее к рассмотрению литературных данных, касающихся изменчивости количественных признаков. Сравнительный морфологический анализ трех форм кряквы (дикой, населяющей естественные местообитания; городской, обитающей на

водоемах г. Москвы; охотничьей, выращиваемой на дичефермах) показал наличие у них сильных различий (Фокин и др., 1990). В наибольшей степени они выражены между дикой и охотничьей кряквами, что вполне объяснимо, так как последняя происходит от подсадной утки, имеющей, в свою очередь, происхождение от беспородной домашней утки. Интересующие же нас различия между естественной и урбанизированной популяциями гораздо меньшие. В частности, у городских крякв обоих полов достоверно выше средние значения массы сердца, а у самцов — и длины крыла. Коэффициенты вариации признаков в большинстве случаев также не различаются, лишь у самцов из города они значимо ниже по массе грудных мышц и сердца.

И. Г. Лебедев (1989) проводил сравнение морфологических характеристик серой вороны из урбанизированных и неурбанизированных ландшафтов. Установлено, что масса тела молодых птиц, выросших в условиях урбанизированной среды, достоверно меньше, чем у птиц соответствующего возраста, происходящих с естественных и сельскохозяйственных территорий.

Одним из замечательных видов, у которого существуют городские и лесные популяции, безусловно, является черный дрозд. Заселение урбанизированных территорий началось им в Западной Германии в первой половине XIX в. и к настоящему времени распространилось на бо́льшую часть европейского ареала и стало обычным явлением в его азиатской части (Luniak et al., 1990). Несмотря на существенные экологические различия между городскими и лесными группировками черных дроздов, попытки выявить какие-либо существенные морфологические различия к успеху не привели (Havlin 1962; цит. по: Дроздов, 1967; Luniak et al., 1990). Здесь нельзя не отметить, что в районе наших исследований черный дрозд наряду с дерябой (*Turdus viscivorus*) проявляют исключительную урбофобность. В то же время четко выраженное тяготение к городским паркам и лесопаркам (г. Воронеж) наблюдается у рябинника (*Turdus pilaris*), реже здесь гнездятся певчий дрозд и белобровик (Артюховский, Венгеров, 1984; Венгеров, Лихацкий, 1993).

При обилии и доступности антропогенных кормов в популяциях птиц могут выживать особи с деформированным клювом, будь то в результате нарушений развития или полученной травмы. О таких фактах, отмеченных у сойки (*Garrulus glandarius*) и большой синицы, сообщает Д. В. Владышевский (1975). Нам приходилось наблюдать большую синицу с оторванной лапой, которая благополучно пережила зиму, питаясь на кормушке. По-

нятно, что в естественных условиях подобные особи быстро элиминируются.

Таким образом, в урбанизированной среде существуют предпосылки для формирования не только экологических, но и морфологических особенностей населяющих ее птиц. По указанным выше причинам морфологическая дифференциация у большинства видов находится только на начальном этапе. Это создает большие возможности для выявления экологических механизмов, обусловливающих изменения в морфофизиологических характеристиках птиц. При прогрессирующем развитии урбанизированных территорий и нарастающем процессе их освоения самыми различными видами птиц соответствующие исследования становятся особенно актуальными.

Гнездящиеся в городах виды птиц по степени их связи с урбанизированным ландшафтом и занимаемым в нем конкретным местообитаниям весьма неоднородны (Saemann, 1970; цит. по: Клауснитцер, 1990). Наибольший интерес для изучения морфологических особенностей представляют те из них, которые уже полностью освоили город, гнездятся в нем с высокой плотностью, и эффективная численность их популяций поддерживается без притока иммигрантов из естественных или относительно слабоизмененных территорий. Последний аспект особенно важен, поскольку в случае иммиграции проявление специфических морфологических черт, генетически обусловленных или приобретенных, будет смазываться. Видовой состав птиц крупных городов Восточной Европы в пределах одной природно-климатической зоны обладает большим сходством (Константинов и др., 1995; Константинов и др., 1996), и есть виды, которые являются стойкими синантропами почти во всех регионах. В г. Воронеже к ним относятся сизый голубь, кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*), черный стриж (*Apus apus*), воронок (*Delichon urbica*) и домовый воробей. Эти виды в достаточной мере отвечают названным выше требованиям, но особенно удобны для исследования сизый голубь и домовый воробей, так как для них характерна высокая степень оседлости. Помимо города они обычны на гнездовье в других населенных пунктах, где условия внешней среды качественно иные, что создает возможности для получения сравнительных данных. Мы остановились на домовом воробье в связи с тем, что на территории Воронежского заповедника он, в отличие от сизого голубя, в поселениях человека достаточно многочислен для эффективного отлова. Итак, одна из выборок взята в г. Воронеже, т.е. в полностью урбанизированной среде,

другая — на Центральной усадьбе Воронежского заповедника. Сравнения проведены с учетом половой принадлежности птиц.

Рассмотрим сначала изменения абсолютных значений признаков. Самцы городских птиц по пяти признакам из тринадцати достоверно крупнее самцов из заповедника (табл. 10). Разница имеется по всем признакам летательного аппарата, длине предплечья и длине цевки. У самок положение несколько иное. Если по признакам летательного аппарата направленность изменений та же, что и у самцов, то по двум скелетным характеристикам (ширине клюва и длине четвертого пальца) значения выше у выборки из заповедника. В итоге у городских птиц обоих полов наблюдается увеличение размеров крыла и хвоста, что свидетельствует о неслучайности обнаруженных различий.

Изменчивость признаков в сравниваемых пространственных группировках почти во всех случаях одинакова (табл. 11). Лишь по длине киля у самцов и длине клюва у самок городские птицы достоверно отличаются ($p < 0,05$) меньшей вариабельностью.

Таблица 10

Средние значения экстерьерных признаков домового воробья в различных местообитаниях

Признак	Самцы		Самки	
	Заповедник, n=32	Город, n=30	Заповедник, n=34	Город, n=39
1	77,1 ± 0,2	78,0 ± 0,3 *	74,5 ± 0,2	75,6 ± 0,2 ***
2	55,6 ± 0,2	56,4 ± 0,2 *	54,0 ± 0,2	54,9 ± 0,2 **
3	22,91 ± 0,12	23,24 ± 0,09 *	22,69 ± 0,09	22,61 ± 0,08
4	8,25 ± 0,05	8,36 ± 0,06	8,36 ± 0,04	8,24 ± 0,04 *
5	9,85 ± 0,05	9,89 ± 0,05	10,0 ± 0,06	10,01 ± 0,04
6	7,92 ± 0,05	7,95 ± 0,04	7,87 ± 0,04	7,95 ± 0,04
7	22,91 ± 0,18	23,05 ± 0,12	22,11 ± 0,14	22,05 ± 0,11
8	31,58 ± 0,18	31,78 ± 0,15	31,53 ± 0,13	31,75 ± 0,12
9	19,06 ± 0,12	19,58 ± 0,09 **	19,23 ± 0,11	19,47 ± 0,08
10	20,37 ± 0,13	20,71 ± 0,15	20,59 ± 0,12	20,47 ± 0,11
11	60,0 ± 0,3	60,8 ± 0,2 *	57,6 ± 0,3	59,2 ± 0,2 ***
12	13,29 ± 0,08	13,46 ± 0,09	13,49 ± 0,09	13,28 ± 0,08
13	13,98 ± 0,1	13,99 ± 0,12	14,21 ± 0,08	13,88 ± 0,08 **

Примечание. *; **; *** — различия достоверны соответственно при $p<0,05$; 0,01; 0,001.

Таблица 11

Коэффициенты вариации экстерьерных признаков домового воробья в различных местообитаниях

Признак	Самцы		Самки	
	Заповедник, n=32	Город, n=30	Заповедник, n=34	Город, n=39
1	1,51 ± 0,19	1,94 ± 0,25	1,82 ± 0,22	1,7 ± 0,19
2	2,25 ± 0,28	1,9 ± 0,24	1,98 ± 0,24	2,15 ± 0,24
3	2,9 ± 0,36	2,15 ± 0,28	2,37 ± 0,29	2,18 ± 0,25
4	3,76 ± 0,47	3,8 ± 0,49	3,0 ± 0,36	3,06 ± 0,35
5	2,64 ± 0,33	2,32 ± 0,3	3,46 ± 0,42	2,31 ± 0,26 *
6	3,75 ± 0,47	2,62 ± 0,34	2,94 ± 0,36	3,14 ± 0,36
7	4,42 ± 0,55	2,93 ± 0,38 *	3,79 ± 0,46	3,05 ± 0,35
8	3,15 ± 0,39	2,67 ± 0,34	2,43 ± 0,29	2,38 ± 0,27
9	3,47 ± 0,43	2,46 ± 0,32	3,31 ± 0,4	2,71 ± 0,31
10	3,59 ± 0,45	4,04 ± 0,52	3,46 ± 0,42	3,25 ± 0,37
11	2,81 ± 0,35	2,37 ± 0,31	3,11 ± 0,38	2,4 ± 0,27
12	3,42 ± 0,43	3,63 ± 0,47	3,97 ± 0,48	3,58 ± 0,41
13	4,04 ± 0,51	4,65 ± 0,6	3,15 ± 0,38	3,72 ± 0,42

Таблица 12

Нагрузки исходных признаков на I, II главные компоненты

Признак	Самцы		Самки	
	I	II	I	II
1	0,39	−0,78	0,47	0,75
2	0,3	−0,76	0,37	0,75
3	0,82	0,15	0,71	−0,21
4	0,6	0,02	0,4	−0,03
5	0,54	−0,05	0,56	−0,01
6	0,59	−0,01	0,4	−0,18
7	0,58	−0,34	0,41	−0,28
8	0,83	0,28	0,75	−0,01
9	0,8	0,28	0,74	0,01
10	0,79	0,05	0,55	−0,29
11	0,24	−0,8	0,43	0,75
12	0,69	0,23	0,53	−0,32
13	0,79	0,21	0,48	−0,57

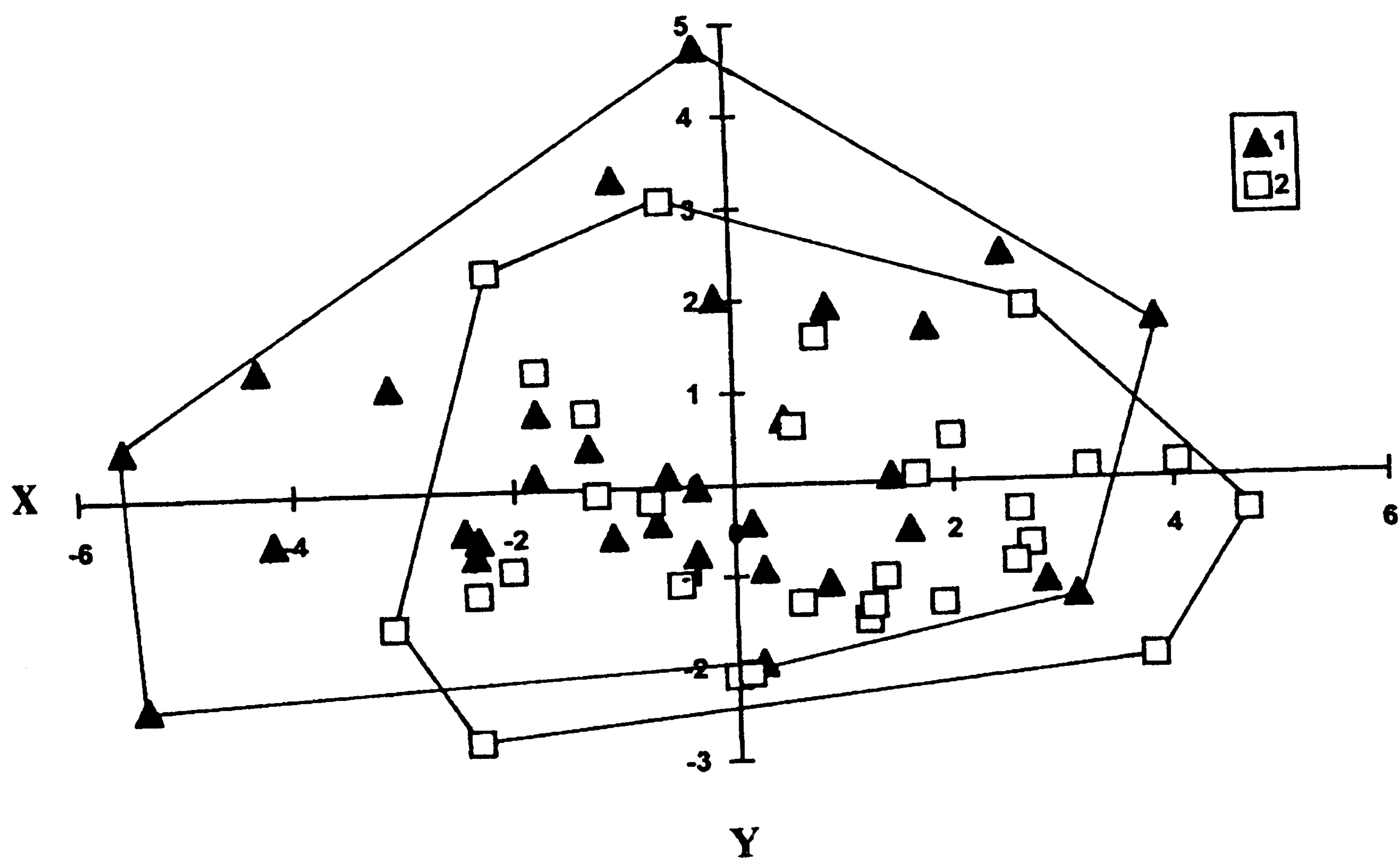
Используем далее для сравнения биотопических группировок компонентный анализ. У обеих половых групп первая главная компонента положительно скоррелирована со всеми признаками, при этом у самцов наибольшие нагрузки имеют длина предплечья и все признаки задней конечности, а у самок — длина предплечья, голени и цевки (табл. 12). Признаки летательного аппарата в наибольшей степени коррелируют со второй компонентой: с отрицательным знаком у самцов и положительным знаком у самок. Нагрузками других признаков на вторую компоненту можно пренебречь. В результате распределение особей вдоль второй компоненты будет связано с изменениями размеров летательного аппарата, а относительно первой компоненты — с размерами скелетных признаков.

Облако рассеяния выборки самцов с урбанизированной территории смещено относительно такового из заповедника в сторону положительных значений по первой компоненте и в сторону отрицательных по второй (рис. 19). Следовательно, по совокупности экстерьерных признаков самцы городских воробьев крупнее, однако эти различия невелики и не достигают свойственного данному виду уровня полового диморфизма (см. параграф 3.6). Сказанное в полной мере относится и к различиям биотопических группировок самок, только смещение городских птиц относительно второй компоненты происходит в сторону положительных значений, что соответствует знаку факторных нагрузок. Площади облаков рассеяния биотопических выборок обоих полов примерно одинаковы, что подтверждает отсутствие существенных различий по величине изменчивости.

Остановимся теперь на изменчивости уровня и структуры корреляций признаков. Если опубликованных данных о морфологических особенностях птиц в урбанизированной среде мало, то соответствующие литературные сведения о корреляциях признаков нам вообще не известны, хотя важность изучения изменений онтогенетических корреляций животных при действии антропогенных факторов подчеркивалась (Черепанов, 1986). В то же время корреляции подвергались тщательному анализу у животных, находящихся в процессе доместикации. А ведь некоторые важные факторы внешней среды для урбанизированных популяций и одомашниваемых животных во многом схожи.

Определяющую роль в изменчивости домашних животных выполняет ослабление естественного отбора и замена его искус-

Самцы



Самки

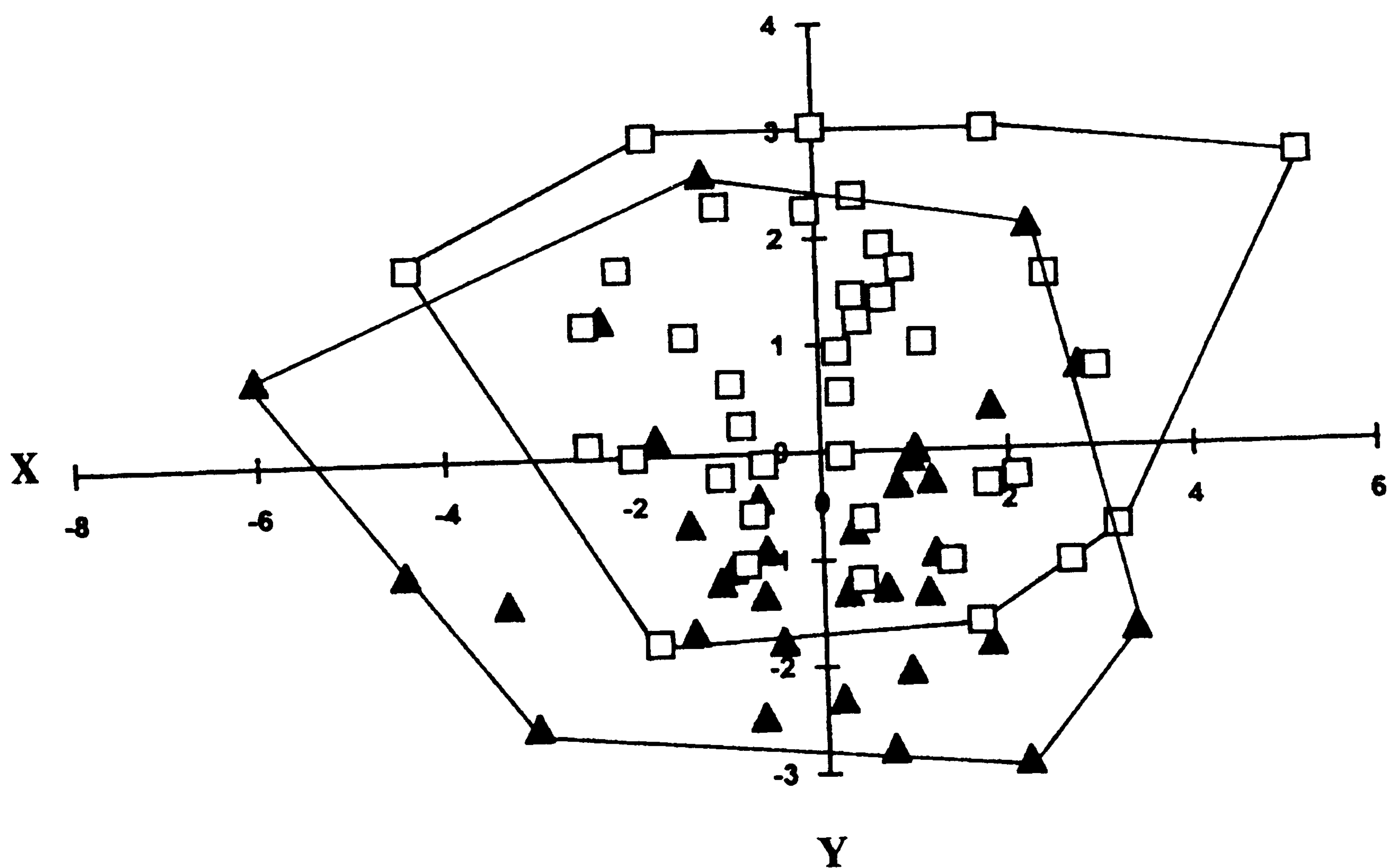


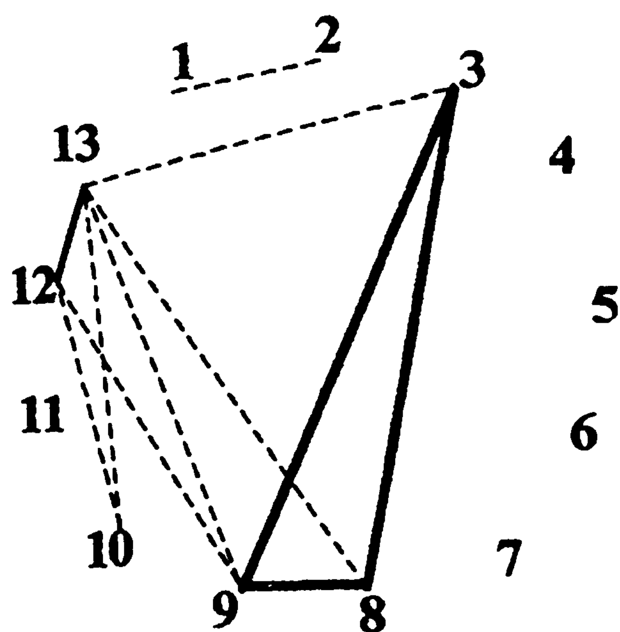
Рис. 19. Распределение особей домового воробья из заповедника (*1*) и города (*2*) в координатах I (ось X), II (ось Y) главных компонент

ственным. Последний, как известно (Дарвин, 1941), обусловил все многообразие пород домашних животных. Снижение интенсивности естественного отбора приводит к накоплению мутаций, которые, как правило, обладают дезынтегрирующими свойствами. В результате у домашних животных происходит распад существующих корреляционных соотношений, а взамен их могут устанавливаться новые корреляции (Шмальгаузен, 1982). Подобные явления наблюдаются и у животных, которые еще находятся на начальных стадиях доместикации. Так, при сравнении дикой и клеточной американской норки выяснено, что у последней ниже уровень корреляций краниометрических признаков. Кроме того, кривая распределения коэффициентов корреляции у данной формы оказалась одновершинной, т.е. плеядная организованность признаков отсутствует (Егоров, 1979). Сходные результаты получены в отношении домашней кошки при сравнении ее с дикими представителями того же рода (Окулова и др., 1995). Различия в величине эргонтических корреляций (масса грудных мышц — масса сердца, длина киля) и неэргонтических (масса грудных мышц — длина клюва) обнаружены между дикой и охотничьей формами кряквы (Фокин и др., 1990).

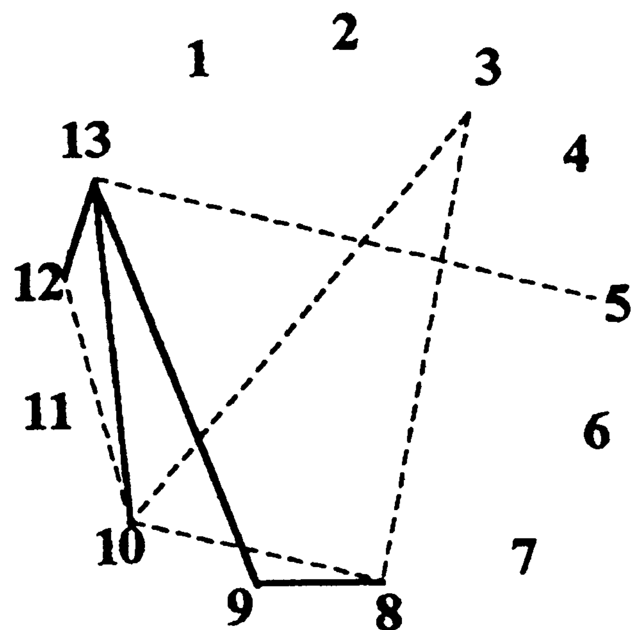
На корреляционном кольце самцов домового воробья из заповедника при уровне сечения 0,6 выделяется своей мощностью плеяда, включающая в себя длину предплечья и все признаки задней конечности (рис. 20). В ее пределах наибольшие значения коэффициента корреляции наблюдаются во взаимосвязях предплечья, голени и цевки. Также достаточно высока взаимозависимость между длиной второго и четвертого пальцев. Из других признаков коррелируют лишь длина и ширина крыла. У самцов городских воробьев совсем не выделяются взаимосвязи признаков летательного аппарата, а все остальные, за исключением двух признаков клюва и длины киля, собраны в одну плеяду. При этом ее структура и особенно крепость иные, чем у самцов из заповедника. Прежде всего это касается корреляций предплечья с медианными частями задней конечности, которые по уровню гораздо ниже.

При сравнении корреляционных колец самок из двух местообитаний хорошо заметна неукомплектованность плеяд у городских птиц. В пределах лапы имеется только корреляция третьего и четвертого пальцев, среди плеяды медианных частей конечностей она отсутствует между предплечьем и цевкой, тогда как

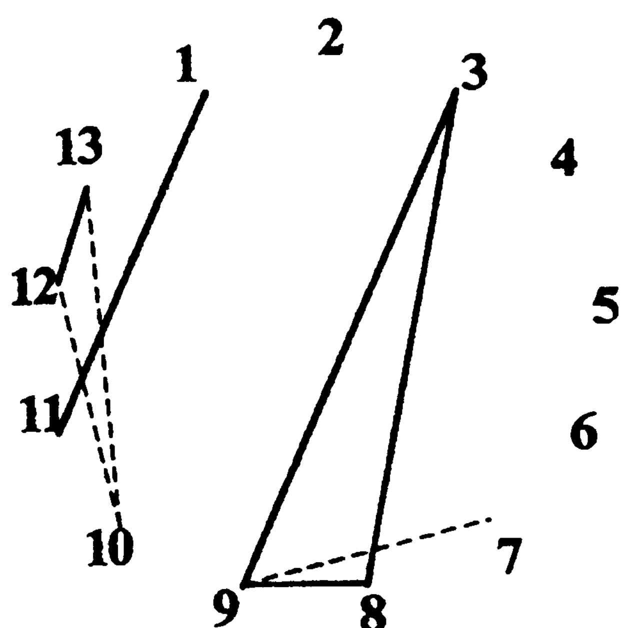
Заповедник, самцы



Город, самцы



Заповедник, самки



Город, самки

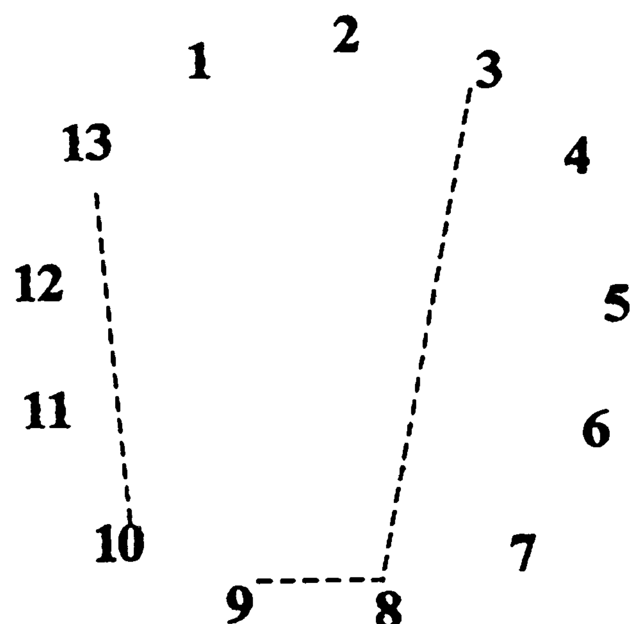


Рис. 20. Корреляционные плеяды экстерьерных признаков домового воробья из Воронежского заповедника и г. Воронежа.
- - - - - — r ≥ 0,6; ——— — r ≥ 0,7; ——— — r ≥ 0,8

у самок из заповедника в названных двух группах признаков есть все возможные взаимосвязи. В летательном аппарате корреляция выделяется также только у птиц из заповедника.

Средние значения коэффициентов детерминации в группах признаков, выделенных как усредненные плеяды для воробьинообразных, а также полных матрицах, имеют в урбанизированной среде явную тенденцию к снижению. Различия достоверны ($p < 0{,}05$) по плеяде II как у самцов (0,79 ± 0,04 — заповедник, 0,4 ± 0,09

— город), так и у самок (0,61 ± 0,01 — заповедник, 0,39 ± 0,08 — город).

При анализе фенотипических корреляций необходимо учитывать, что они содержат в себе два компонента — генетическую и средовую корреляции. Первая обусловливается преимущественно плейотропией, вторая — совокупностью всех внешних факторов. Их баланс зависит от степени наследуемости признаков: чем она выше, тем больший вес имеет корреляция генетическая (Фолконер, 1985). Косвенным критерием степени наследуемости количественных признаков служит величина их изменчивости. Как было показано в параграфе 3.1, изменчивость большинства экстерьерных признаков у воробьинообразных мала, что может свидетельствовать об их высокой наследуемости. Специальные экспериментальные исследования, основанные на анализе сходства потомков с родителями в условиях выкармливания птенцов собственными или чужими родителями, позволили сделать вывод о достаточно жесткой генетической детерминированности признаков внешней морфологии у некоторых видов воробьиных (Alatalo, Lundberg, 1986; Wiggins, 1989; Gustaffsson, Merilä, 1994). Высокая наследуемость длины крыла установлена для золотистой щурки (*Merops apiaster*), в то время как по весу тела она существенно меньше (Lessells, Ovenden, 1989). Обобщение материалов по количественной генетике птиц показало, что наследуемость морфологических признаков чаще укладывается в пределы 0,6—0,7 (Michalak, 1992). Особый интерес представляют сведения о высокой степени соответствия генотипических и фенотипических корреляций экстерьерных признаков, полученные, например, по сизому голубю (Johnson, Johnston, 1990). Приведенные выше материалы, а также описанная в параграфе 3.5 сохраняемость пропорций признаков летательного аппарата при изменении их размеров в результате линек, дают основания полагать, что исследуемые нами фенотипические корреляции содержат большую долю генотипической составляющей, достаточную для того, чтобы анализировать их изменения с позиций действия эволюционных факторов.

Устойчивые преобразования силы и структуры корреляций признаков происходят под воздействием естественного отбора (Шмальгаузен, 1982). Отсюда необходимо рассмотреть особенности действия отбора, прежде всего его стабилизирующей формы, в условиях городской среды. Дезынтеграция морфологических

признаков у домовых воробьев указывает на ослабление давления отбора на урбанизированной территории. Однако это должно приводить к увеличению изменчивости городской популяции, чего на самом деле не наблюдается. Следовательно, здесь мы сталкиваемся с тем же явлением, что и при анализе возрастной и половой изменчивости (см. параграфы 3.5, 3.6): давление стабилизирующего отбора направлено не только на проявление абсолютных значений признаков, но и на их согласованную изменчивость. Примерно в одном и том же диапазоне изменчивости в условиях заповедника отбором сохраняются только особи с достаточно высокой интегрированностью морфологических структур, в то время как в урбанизированной среде могут выживать особи с дисгармоничным фенотипом.

Условия среды в городе по многим абиотическим и биотическим параметрам существенно отличаются от таковых за его пределами и во всей совокупности изменяют давление отбора. Из биотических факторов наиболее важными в этом отношении являются пресс хищников и обеспеченность кормами. Процветающие урбанизированные популяции в значительной мере освобождены от хищников, что в сочетании с другими факторами ведет к возрастанию численности (Константинов и др., 1982; Храбрый, 1984 и др.). Домовые воробьи, гнездясь в разнообразных нишах, избегают воздействия неспециализированных хищников, прежде всего многочисленных в городах врановых, столь часто уничтожающих кладки и птенцов открытогнездящихся видов (Леонович, Николаевский, 1981; Морозова, 1984; Шурупов, 1984). Также в городах в значительной степени ослаблен пресс специализированных хищников-орнитофагов, особенно в летний период. Роль последних наиболее важна, поскольку они обусловливают избирательную элиминацию в популяциях жертв, изымая в первую очередь отклоняющихся по фенотипу особей, в том числе и с нарушенными пропорциями, если они снижают, например, летные качества птицы. По данным Г. П. Воробьева (1996) в г. Воронеже, занимающем громадную площадь, предположительно гнездится всего шесть-восемь пар перепелятника (*Accipiter nisus*). При численности домового воробья, составляющей по учетам в мае в зависимости от типа застройки от 368 до 729 особей на км^2 (Смирнов, 1998), пресс на него со стороны названного хищника конечно же ничтожен; тем более, что к осени численность воробьев в городе многократно увеличивается.

Использование многими видами птиц, в том числе и домовым воробьем, кормов антропогенного происхождения общеизвестно. Наибольшую ценность они приобретают в зимний период, когда естественных кормов мало и (или) они труднодоступны. Обеспеченность кормами снижает смертность в первую очередь среди ослабленных особей, несущих вредные мутации. Кроме того, как справедливо отмечает Д. В. Владышевский (1975), у городских воробьев, в отличие от сельских, совершенно иные стереотипы кормодобывающей деятельности. Если у первых субстратом сбора корма в основном служит поверхность земли, то вторые чаще добывают животные и растительные корма на ветвях и стеблях древесных и травянистых растений. Различия в кормодобывающем поведении обусловливают различия в осуществляемых двигательных актах, что может сказываться на величине и структуре корреляций признаков.

Определенную роль в снижении интенсивности стабилизирующего отбора в городских условиях могут выполнять и абиотические факторы. Это прежде всего более благоприятный температурный режим. Температура в городах выше, чем на окружающих территориях. Кроме того, при сильных холодах домовые воробьи в городе имеют больше возможностей найти антропогенное укрытие. К тому же, определенная часть популяции в городах в течение зимы, видимо, постоянно живет в некоторых помещениях: вокзалы, элеваторы, склады, цеха предприятий и т. п.

Необходимо подчеркнуть также наличие на урбанизированных территориях загрязняющих веществ, обладающих мутагенным действием. Отсюда здесь не только имеются условия для сохранения в популяции спонтанно возникающих мутаций, но и может быть повышена сама интенсивность мутагенеза.

Условия внешней среды для домовых воробьев, обитающих на Центральной усадьбе заповедника, совершенно другие. Они в максимально возможной для этого вида степени приближены к естественным. Неизменным остается только то, что они здесь также гнездятся в человеческих постройках и зимой часто используют антропогенные корма.

Таким образом, урбанизированная среда может оказывать заметное влияние на изменчивость и корреляции морфологических признаков. Факторы, вызывающие изменения уровня вариабельности, могут быть сведены к следующим основным группам: влияние разного рода загрязняющих веществ, неполноцен-

ность кормов, гибридизация с домашними формами — ведут к повышению аберративной изменчивости; ослабление интенсивности стабилизирующего отбора — ведет к повышению неадаптивной изменчивости в рамках потенциально существующего в естественных популяциях разнообразия; направленный отбор по каким-либо адаптивным поведенческим особенностям — ведет к формированию полиморфизма по коррелирующим с ними морфологическим характеристикам. Разделение данных факторов условно, многие из них в реальных ситуациях действуют одновременно и влияют друг на друга. Все они в той или иной степени могут изменять также уровень и структуру корреляций признаков. Последние, как показывают материалы по домовому воробью, обладают высокой чувствительностью к изменениям условий существования и проявляют реакцию без изменения величины изменчивости соответствующих признаков.

3. 8. ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ СТРУКТУР

Флуктуирующая асимметрия представляет собой незначительные ненаправленные отклонения в строении тех или иных билатеральных структур от строгой симметрии. Чаще всего она не имеет какого-либо адаптивного значения и является следствием случайных нарушений онтогенетических процессов. Ее обнаруживают у самых различных видов живых организмов по самым разнообразным признакам. Необходимость изучения флуктуирующей асимметрии состоит в том, что она служит проявлением особой формы изменчивости — внутрииндивидуальной и является одним из главных показателей стабильности (гомеостаза) индивидуального развития (Захаров, 1987).

Важной особенностью флуктуирующей асимметрии является то, что ее уровень в природных популяциях подвержен существенным колебаниям в зависимости от условий внешней среды. При неблагоприятных абиотических условиях, например, чрезмерно низких или высоких температурах, при воздействии на организмы загрязняющих веществ, других вредных факторов, ненаправленные различия между правой и левой сторонами тела у формирующихся организмов увеличиваются. Тем самым уровень флуктуирующей асимметрии может служить показателем состояния популяции в той или иной экологической обстановке. Кроме того, уровень асимметрии отражает степень генети-

ческой коадаптации, поскольку заметно возрастает при гибридизации на уровне генетически различающихся внутривидовых форм или близкородственных видов (Захаров, 1987; Захаров, Кларк, 1993).

Птицы в рассматриваемом аспекте изучены сравнительно слабо, нам известно небольшое число работ, где анализируются внутрииндивидуальные различия билатеральных признаков оперения. При этом можно выделить три основных направления исследования флуктуирующей асимметрии птиц. Первое из них связано с гипотезой о существовании отрицательной корреляции между уровнем асимметрии некоторых вторичных половых признаков самцов и их генетическим качеством. Например, у самцов деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) обнаружена сильная отрицательная связь между длиной крайних рулевых перьев и абсолютной величиной их асимметрии (Moller, 1990). Известно, что более длиннохвостые самцы у данного вида имеют преимущества в кормодобывании и больший успех в размножении. Предполагается, что самки при выборе полового партнера в качестве критерия его генетических достоинств используют не только длину хвоста, но и степень его симметрии. В специальном лабораторном эксперименте показано, что самки зебровой амадины отдают предпочтение самцам с симметричным рисунком оперения груди (Swaddle, Cuthill, 1994). Разнокачественность самцов здесь была создана искусственно путем разновариантного подстригания вершин контурных перьев.

Второе направление связано с поиском зависимости уровня асимметрии от качества абиотической и биотической среды, в условиях которой происходил рост и развитие тех или иных билатеральных структур. Результаты исследований подтверждают давно установленную на других животных закономерность: с ухудшением экологической ситуации величина асимметрии признаков возрастает. Так, значения рассматриваемого показателя метрических характеристик оперения у птенцов черного дрозда оказались выше в мелких и, следовательно, худших в кормовом и защитном отношениях участках лесокустарниковых местообитаний, чем в более крупных (Moller, 1995). Между взрослыми гнездящимися в этих местообитаниях птицами различий в уровне флуктуирующей асимметрии не обнаружено, что позволило автору предположить наличие в популяции естественного отбора, снижающего асимметрию в старших возрастных классах.

Третье направление концентрирует внимание исследователей на выявлении величины асимметрии метрических признаков пера у видов и внутривидовых группировок, различающихся разным уровнем миграционной активности или временем миграции. Обнаружено, например, что асимметрия центральных рулевых перьев у мигрирующих рано осенью самок пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) выражена сильнее, чем у мигрирующих поздно (Rintamaki et al., 1995). Интерпретируя результаты работы, авторы высказывают предположение, что у взрослых самок в послебрачный период существует конкуренция за пищевые ресурсы. Асимметричные самки, видимо, находятся в подчиненном положении, проигрывают конкуренцию и вынуждены улетать первыми.

Таким образом, приведенные литературные данные свидетельствуют о перспективности исследования феномена флуктуирующей асимметрии у птиц в разных экологических аспектах. Конечно, изучение асимметрии не может ограничиваться признаками оперения. Достаточно информативными в этом отношении являются особенности фолидоза ног. Показано, что роговые щитки на цевке и пальцах птиц могут служить удобными морфологическими признаками в популяционных исследованиях (Яблоков, Валецкий, 1970; Лихацкий, 1985). Они легко учитываются, проявляют индивидуальную изменчивость, многие их характеристики имеют высокую наследуемость. Число щитков на отдельных элементах правой и левой ног нередко не совпадает, данная асимметрия соответствует типу флуктуирующей (Венгеров, Иванова, 1995; Венгеров, 1997б).

У воробьиных птиц роговые щитки покрывают переднюю и заднюю части цевки и верхнюю сторону пальцев. Нами подвергнута анализу только изменчивость числа щитков на втором, третьем и четвертом пальцах, как наиболее легко и безошибочно учитываемых. Подсчет щитков производится от проксимального к дистальному концам пальцев, при этом совокупность щитков, расположенных в месте причленения пальцев к цевке, не учитывается (рис. 21). Для удобства подсчета необходимо согнуть пальцы по направлению к задней части цевки. У различных видов воробьиных птиц характер щиткования ног принципиально сходен, т.е. мы имеем дело с однотипной морфологической структурой конечностей. Это открывает большие возможности не только для внутривидовых, но и межвидовых сравнений в пределах одного сообщества.

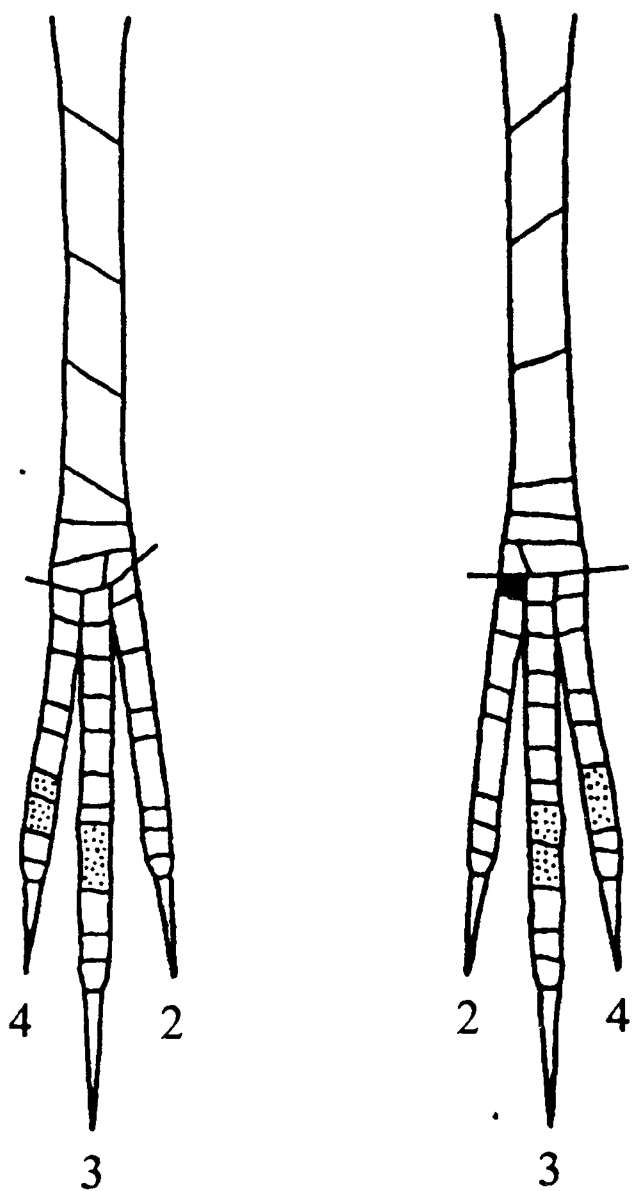


Рис. 21. Схема расположения и типичные случаи проявления асимметрии числа щитков на пальцах у воробьиных птиц (сплошная штриховка — отсутствие щитка, точечная штриховка — слияние-разделение щитков)

Анализируемые выборки составлены из самцов и самок возраста *ad* и *sad*, а также небольшой части ювенильных особей. Объединение половых групп вполне правомерно, поскольку по величине и характеру асимметрии они не различаются. Для межвидового сравнения использовали птиц, отловленных только в Воронежском заповеднике. В итоге мы получили общепопуляционные характеристики флуктуирующей асимметрии, которые суммируют в себе ее проявления у различных поколений.

Индивидуальная изменчивость числа щитков на пальцах (в данном случае в расчет принимали только число щитков на правой стороне) невелика (табл. 13). Коэффициент вариации у различных видов составляет по второму пальцу 3,4—8,6 %, третьему пальцу — 2,7—7,0 %, четвертому пальцу — 3,3—7,6 %. Обращает на себя внимание то, что некоторые виды отличаются заметно более высокой изменчивостью признаков. По числу щитков на втором пальце наиболее изменчивы мухоловка-пеструшка, береговая ласточка, большая синица и обыкновенный жулан, на третьем пальце — мухоловка-пеструшка и обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella*), на четвертом — береговая ласточка, чиж и обыкновенный жулан.

Индивидуальная изменчивость изучаемых признаков проявляет высокую согласованность, т.е. уменьшение или увеличение

числа щитков чаще происходит одновременно на обеих сторонах тела. Количественно это хорошо выражается коэффициентом корреляции данных структур (табл. 14), который во всех случаях принимает высокие положительные значения. Такая ситуация вполне нормальна для природных популяций, имеющих высокую генетическую гетерогенность (Захаров, 1987). Она свидетельствует о существенно большем вкладе генотипической составляющей в общую изменчивость признака, в сравнении со случайными нарушениями развития.

Таблица 13

Среднее значение (X) и коэффициент вариации (CV) числа щитков на пальцах

Вид	n	2-й палец		3-й палец		4-й палец	
		X	CV	X	CV	X	CV
Riparia riparia	65	7,6	8,3	10,2	4,7	8,7	7,6
Lanius collurio	52	8,6	8,1	10,9	6,4	9,4	7,1
Sylvia atricapilla	42	9,1	4,9	11,1	3,1	10,6	5,2
Sylvia borin	41	8,8	5,2	11,1	2,8	10,5	4,8
Phylloscopus collybita	37	9,1	3,6	11,9	4,8	10,4	6,6
Ficedula hypoleuca	59	9,2	8,6	12,2	7,0	10,0	4,7
Erithacus rubecula	33	9,5	6,5	13,2	5,3	10,7	6,8
Turdus merula	43	10,1	5,0	12,9	2,8	12,0	6,2
Turdus philomelos	48	10,2	6,4	13,0	2,7	11,7	5,7
Parus major	87	7,7	8,2	10,8	5,3	9,9	5,5
Sitta europaea	33	8,2	5,3	12,2	4,3	10,3	4,4
Passer domesticus	66	8,9	4,5	11,5	6,3	10,1	4,5
Fringilla coelebs	122	8,9	5,9	11,8	4,8	10,1	3,3
Chloris chloris	32	9,0	3,4	12,0	4,9	10,2	5,1
Spinus spinus	24	8,8	5,1	11,1	5,9	10,0	7,2
Carduelis carduelis	27	8,9	5,2	11,2	5,7	9,9	6,1
Coccothraustes coccothraustes	44	9,1	5,1	12,2	6,3	10,4	6,0
Emberiza citrinella	21	8,9	4,9	11,6	7,0	10,1	3,8

Различия между двумя сторонами по анализируемым признакам невелики, что характерно для флуктуирующей асимметрии, и составляют обычно один щиток, реже два и очень редко три щитка. Разница в числе щитков обусловливается появлением-исчезновением крайних щитков на проксимальных концах пальцев или слиянием-разделением щитков в любом месте (см. рис. 21). Проявления индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивости морфологически сходны. Отличие состоит в степени отклонений, в первом случае она может быть выше.

Таблица 14

Коэффициент корреляции Спирмена между числом щитков на правом и левом пальцах

Вид	n	2-й палец	3-й палец	4-й палец
Riparia riparia	65	0,78	0,78	0,72
Lanius collurio	52	0,86	0,91	0,66
Sylvia atricapilla	42	0,91	0,87	0,7
Sylvia borin	41	0,68	0,9	0,78
Phylloscopus collybita	37	0,86	0,89	0,56
Ficedula hypoleuca	59	0,77	0,86	0,87
Erithacus rubecula	33	0,9	0,78	0,72
Turdus merula	43	0,94	1,0	0,73
Turdus philomelos	48	0,99	0,92	0,92
Parus major	87	0,88	0,96	0,83
Sitta europaea	33	0,88	0,93	0,96
Passer domesticus	66	0,82	0,88	0,92
Fringilla coelebs	122	0,89	0,91	0,94
Chloris chloris	32	0,83	0,8	0,81
Spinus spinus	24	0,81	0,72	0,75
Carduelis carduelis	27	0,86	0,99	0,76
Coccothraustes coccothraustes	44	0,92	0,76	0,85
Emberiza citrinella	21	0,87	0,94	0,76

Доля особей в популяции, асимметричных хотя бы по одному признаку, у исследуемых видов различна (табл. 15). Наиболее высока она у пеночки-теньковки, чижа, мухоловки-пеструшки, зарянки и обыкновенного жулана, а наиболее низкая — у обыкновенного поползня и певчего дрозда. Различаются виды и

по частоте проявления асимметрии отдельных признаков. Так, по второму пальцу наиболее часто асимметричные птицы встречаются у мухоловки-пеструшки и садовой славки, по третьему пальцу — у чижа, обыкновенного дубоноса и мухоловки-пеструшки, по четвертому пальцу — у пеночки-теньковки, черного дрозда, чижа и зарянки. Есть виды, у которых тот или иной признак характеризуется очень низкой частотой асимметрии. У черного дрозда по третьему пальцу на исследованном материале асимметричных птиц не обнаружено, очень мало их у певчего дрозда по второму пальцу, у черноголового щегла по третьему пальцу, у обыкновенного поползня по четвертому пальцу.

Таблица 15

Доля (%) асимметричных особей по изучаемым признакам

Вид	n	2-й палец	3-й палец	4-й палец	В целом
Riparia riparia	65	16,9	13,8	26,2	43,1
Lanius collurio	52	17,3	9,6	26,9	48,1
Sylvia atricapilla	42	7,1	9,5	21,4	33,3
Sylvia borin	41	24,4	7,3	17,1	39,0
Phylloscopus collybita	37	10,8	10,8	35,1	51,4
Ficedula hypoleuca	59	30,5	23,7	10,2	49,2
Erithacus rubecula	33	12,1	18,2	30,3	48,5
Turdus merula	43	7,0	0,0	34,9	41,9
Turdus philomelos	48	2,1	6,3	12,5	16,7
Parus major	87	13,8	6,9	17,2	32,2
Sitta europaea	33	9,1	6,1	3,0	15,2
Passer domesticus	66	15,2	10,6	6,1	27,3
Fringilla coelebs	122	12,3	10,7	4,9	23,0
Chloris chloris	32	12,5	18,8	18,8	37,5
Spinus spinus	24	12,5	29,2	33,3	50,0
Carduelis carduelis	27	11,1	3,7	29,6	37,0
Coccothraustes coccothraustes	44	9,1	27,3	15,9	38,6
Emberiza citrinella	21	9,5	9,5	19,0	33,3

Более корректной является количественная оценка флуктуирующей асимметрии, производимая путем вычисления таких

показателей, как дисперсия асимметрии, среднее число асимметричных признаков на особь (СЧАП) и частота проявления асимметрии на признак (Захаров, 1987; Захаров, Крысанов, 1996). Наиболее подходящим показателем в нашем случае является среднее число асимметричных признаков на особь. Он определяется путем суммирования числа асимметричных признаков по каждой особи с последующим делением на величину выборки (с учетом особей, у которых асимметрия отсутствует (см. параграф 2. 2)). В нашем примере при трех изучаемых признаках максимальная величина данного показателя не может превышать трех единиц. Реально она у всех видов даже меньше единицы (табл. 16), что обусловливается низкой частотой проявления

Таблица 16

Показатели асимметрии числа щитков на пальцах

Вид	n	Дисперсия			СЧАП
		2-й палец	3-й палец	4-й палец	
Riparia riparia	65	0,18	0,16	0,2	0,57 ± 0,09
Lanius collurio	52	0,15	0,09	0,25	0,54 ± 0,08
Sylvia atricapilla	42	0,07	0,09	0,17	0,42 ± 0,09
Sylvia borin	41	0,19	0,07	0,15	0,49 ± 0,11
Phylloscopus collybita	37	0,1	0,1	0,3	0,57 ± 0,1
Ficedula hypoleuca	59	0,22	0,27	0,09	0,64 ± 0,1
Erithacus rubecula	33	0,11	0,23	0,56	0,61 ± 0,12
Turdus merula	43	0,07	0,0	0,29	0,42 ± 0,08
Turdus philomelos	48	0,02	0,06	0,11	0,21 ± 0,08
Parus major	87	0,12	0,07	0,14	0,38 ± 0,06
Sitta europaea	33	0,09	0,06	0,03	0,18 ± 0,08
Passer domesticus	66	0,13	0,14	0,06	0,32 ± 0,07
Fringilla coelebs	122	0,12	0,1	0,05	0,29 ± 0,05
Chloris chloris	32	0,11	0,24	0,16	0,5 ± 0,13
Spinus spinus	24	0,11	0,22	0,23	0,75 ± 0,15
Carduelis carduelis	27	0,1	0,04	0,22	0,44 ± 0,12
Coccothraustes coccothraustes	44	0,09	0,26	0,14	0,52 ± 0,12
Emberiza citrinella	21	0,09	0,23	0,16	0,38 ± 0,13

асимметрии. Однако и в этих небольших пределах видны существенные межвидовые различия по величине асимметрии. Статистически значимы они ($p < 0,05$; 0,01), например, между чижом, с одной стороны, и певчим дроздом, большой синицей, поползнем и зябликом — с другой стороны; между зарянкой, с одной стороны, и певчим дроздом, поползнем, домовым воробьем, зябликом — с другой.

Минимальное значение среднего числа асимметричных признаков на особь составляет 0,18, максимальное — 0,75, среднее для всех видов — 0,46. Разделим рассматриваемые виды на три группы, соответствующие низким (0,18—0,39), средним (0,4—0,59) и высоким (0,6—0,75) значениям асимметрии. В первой группе находятся обыкновенный поползень, певчий дрозд, зяблик, домовый воробей, большая синица и обыкновенная овсянка; в третьей — зарянка, мухоловка-пеструшка и чиж, оставшиеся девять видов формируют самую большую вторую группу. Как видно, в определенные группы попадают экологически и систематически разнородные виды, однако просматривается их сходство по одному важному свойству — степени филопатрии. Под последней понимается возвращение птиц в район рождения или прежнего гнездования после зимовки; районом рождения для мелких птиц считается территория радиусом до 5 км вокруг участка обитания (Соколов, 1991). С понятием филопатрии тесно связано понятие “радиуса репродуктивной активности — расстояния между местом образования (рождения) и местом размножения для 95 % особей данного поколения” (Яблоков, 1987, с. 39).

Количественная оценка степени филопатрии и радиуса репродуктивной активности у птиц сопряжена с большими методическими и техническими трудностями. Однако этот вопрос давно разрабатывается орнитологами, и к настоящему времени известны в той или иной мере точные оценки для многих видов. Соответствующие данные обобщены в уже цитировавшейся сводке Л. В. Соколова (1991). Опираясь на эти сведения, а также общеизвестные экологические особенности видов, проведем в данном аспекте сравнительный анализ выделенных по величине асимметрии крайних групп птиц.

Два представителя группы с минимальными значениями асимметрии — обыкновенный поползень и домовый воробей относятся к оседлым или частично кочующим птицам. Степень связи с районом рождения или гнездования у них наибольшая среди всех рассматриваемых видов. Близка к ним в этом отно-

шении большая синица и в меньшей мере — обыкновенная овсянка. Зяблик и певчий дрозд — перелетные виды, первому из них свойствен один из самых высоких уровней филопатрии: на Куршской косе около 90 % выживших молодых зябликов возвращаются в район рождения. Данных по певчему дрозду для окончательных выводов недостаточно, но, по крайней мере, он не относится к видам со слабой филопатрией.

Из птиц с относительно высоким уровнем флуктуирующей асимметрии остановимся сначала на зарянке. У этого вида молодые птицы не возвращаются в район своего рождения, а взрослые ежегодно меняют места гнездования. Этот удивительный факт пока не нашел объяснения. Постоянная смена мест гнездования свойственна некоторым вьюрковым птицам, в том числе чижу, у которого, по нашим данным, асимметрия выражена в наибольшей степени. Номадизм вьюрковых связывают с нестабильным состоянием их кормовой базы во времени и пространстве. У мухоловки-пеструшки чаще регистрируют среднюю степень филопатрии.

Таким образом, имеющийся материал свидетельствует о существовании тенденции меньшей выраженности асимметрии у птиц с тесными территориальными связями. От степени филопатрии (радиуса репродуктивной активности) зависит такой важнейший популяционный показатель, как уровень обмена генами между пространственными группировками. Каждая популяция экологически и генетически адаптирована к местным условиям, что, видимо, и служит причиной филопатрии. Генетическая адаптация подразумевает образование сбалансированных коадаптированных генных комплексов, наилучшим образом обеспечивающих формирование оптимальных в данных условиях фенотипов. Обмен генами между популяциями имеет важное значение для поддержания целостности вида, а также для распространения полезных наследственных изменений, возникших в одной из популяций. Вместе с тем при скрещивании достаточно различных генотипов коадаптация генных комплексов в определенной мере нарушается. Одним из внешних проявлений нарушения является увеличение асимметрии билатеральных структур, регистрируемое у гибридов (Захаров, 1987).

Есть основания полагать, что наблюдаемое нами увеличение асимметрии у птиц со слабой филопатрией и известное повышение асимметрии у гибридов — явления однородные, различаю-

щиеся лишь по силе проявления. Необходимо подчеркнуть, что регистрируемое повышение асимметрии невелико по абсолютному выражению, не затрагивает жизненно важных структур и тем самым вряд ли нарушает приспособленность особей. Видимо, именно это и обусловило проявление данной асимметрии, по другим же жестко канализированным в развитии характеристикам она при таком близком сходстве скрещивающихся птиц была бы невозможной.

Еще одной причиной межвидовых различий птиц по уровню асимметрии может быть неодинаковое положение видов в исследуемом сообществе относительно границ собственных ареалов. Популяции, расположенные у границ ареалов, находятся в менее благоприятных экологических условиях, что может приводить к увеличению асимметрии признаков. У трех из восемнадцати рассматриваемых видов вблизи района исследования проходит южная граница ареала (обыкновенный поползень, мухоловка-пеструшка, чиж). Как видим, среди этих трех видов есть виды с наиболее низким и наиболее высоким уровнем асимметрии. Уже это должно указывать на отсутствие в данном случае важной роли расположения популяций относительно ареала. К этому следует добавить, что обыкновенный поползень и мухоловка-пеструшка обычны на гнездовье и южнее Воронежского заповедника, а в последнем у них существуют многочисленные, устойчивые и продуктивные популяции. Что касается чижа, то как раз по территории заповедника проходит граница его распространения на юг в гнездовой период. Однако, как уже отмечалось, отловленные нами чижи не принадлежат к местной популяции, поскольку отлов производился осенью, когда в заповеднике уже появились многочисленные птицы более северного происхождения.

Таким образом, описанные межвидовые различия птиц по уровню асимметрии числа роговых щитков на пальцах скорее всего обусловлены неодинаковой степенью обмена генами между популяциями. Если это так, то мы получаем четкий морфологический критерий межпопуляционного потока генов у воробьиных птиц. Правомочность такого вывода может быть подтверждена только более широким изучением флуктуирующей асимметрии у различных видов и популяций.

На внутривидовом уровне особый интерес представляет изучение уровня асимметрии у пространственных группировок, обитающих в различных условиях среды. Такие данные имеют-

ся по домовому воробью из Воронежского заповедника и г. Воронежа. Соответствующие выборки анализируются также по изменчивости экстерьерных количественных признаков и их корреляциям (см. параграф 3.7). Для сравнения использовали интегральный показатель — среднее число асимметричных признаков на особь. Его значение для заповедника уже приводилось в табл. 16 (0,32 ± 0,07, n = 66), в городе же уровень асимметрии существенно выше (0,62 ± 0,08, n = 76), различия достоверны ($p < 0{,}01$). В результате можно заключить, что стабильность индивидуального развития домового воробья в условиях города ниже, чем в заповеднике.

Уровень флуктуирующей асимметрии, как показатель стабильности развития, не обладает специфической реакцией, поэтому его изменения должны анализироваться с учетом конкретной ситуации, в которой находится изучаемая популяция. При этом должны выделяться ведущие факторы, которые могут повлиять на динамику данного показателя в конкретных условиях среды. В промышленном городе мощнейшим фактором, вызывающим нарушения гомеостаза развития, выступает загрязнение.

ГЛАВА 4
ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИИ ООМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Яйцо птиц — весьма удобный объект эколого-морфологических исследований. Прежде всего необходимо подчеркнуть высокую доступность его изучения у большинства видов птиц, чего часто нельзя сказать об экстерьерных и морфофизиологических характеристиках. Изучая птичье яйцо, можно получить обширную информацию о закономерностях внутри- и межвидовой изменчивости птиц. Основными анализируемыми признаками являются линейные размеры яйца, объем и масса, окраска, толщина скорлупы. Особенностью яйца как морфофизиологической структуры является то, что его функция в эволюции птиц практически не менялась. Яйцо всегда должно содержать необходимый для развития зародыша объем питательных веществ, скорлупа призвана защищать его от высыхания и механических повреждений и быть проницаемой для газов, окраска скорлупы в определенных случаях маскирует яйцо на субстрате, форма яйца должна способствовать его удобному расположению в гнезде. Однако у различных видов и внутривидовых группировок существуют те или иные различия в реализации перечисленных функций, связанные с особенностями онтогенеза, физиологии и экологии. Все это создает предпосылки для анализа изменчивости яиц в самых разнообразных направлениях.

4. 1. ВНУТРИКЛАДКОВЫЙ И МЕЖКЛАДКОВЫЙ КОМПОНЕНТЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изменчивость признаков яиц у видов с величиной кладки, превышающей единицу, слагается из нескольких компонентов: во-первых, это изменчивость между кладками, обусловленная генетическими, возрастными и экологическими различиями самок; во-вторых, это изменчивость яиц в зависимости от очередности снесения; третий компонент — различия кладок по направленности изменений признака по очередности снесения; четвертый компонент — остаточная внутрикладковая изменчивость, определяемая множеством факторов паратипической природы (Ojanen et al., 1981; Grant, 1982; Тараканов, Подковыров, 1992).

Подобное разложение общей дисперсии признака удается не всегда, поскольку очередность снесения яиц в кладках устанавливается только в специальных исследованиях, требующих больших трудозатрат. Поэтому чаще ограничиваются вычислением межкладкового и внутрикладкового компонента в целом, что достигается путем однофакторного равномерного или неравномерного (в зависимости от постоянства величины кладки) дисперсионного анализа.

Результаты такого анализа в отношении 31 вида птиц показали, что влияние кладок (самок) имеет высокую статистическую значимость во всех случаях. У подавляющего большинства видов по всем или по большинству признаков доля межкладкового компонента изменчивости в той или иной степени превышает долю внутрикладкового компонента (табл. 17). В среднем для всех видов она составляет по длине яйца 60,0 %, диаметру — 65,2 %, объему — 66,5 %, индексу удлиненности — 56,3 %. Следовательно, перечисленные выше индивидуальные особенности самок выполняют ведущую роль в изменчивости яиц. Особенно сильно это выражено у таких видов, как большой баклан (*Phalacrocorax carbo*), травник (*Tringa totanus*), белая трясогузка (*Motacilla alba*), обыкновенный жулан, ястребиная славка (*Sylvia nisoria*), мухоловка-пеструшка. В то же время у некоторых видов доля межкладкового компонента невысокая, она не достигает даже 50 % (каравайка (*Plegadis falcinellus*), белокрылая крачка (*Chlidonias leucopterus*), грач (*Corvus frugilegus*)). Как видно, соотношение двух компонентов изменчивости в общем не зависит ни от систематического положения вида, ни от его принадлежности к какой-либо определенной экологической группе.

4.2. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Как следует из изложенных в предыдущем параграфе представлений о структуре изменчивости признаков яиц, под индивидуальной изменчивостью понимаются различия яиц между кладками. Именно данный компонент изменчивости отражает индивидуальные особенности самок, прежде всего генетические, которые в той или иной степени модифицируются под влиянием факторов внешней и внутренней (организменной) среды. Признаки внешней морфологии яиц четко подразделяются на две группы, которые рассматриваются нами отдельно: первая — размеры и форма яиц, которая описывается индексами метрических характеристик; вторая — окраска яиц.

Таблица 17

Доля (%) межкладкового компонента в изменчивости признаков

Вид	N	L	D	W	V
Podiceps nigricollis	33	46,5	74,7	69,5	55,5
Podiceps cristatus	24	56,0	61,7	65,3	46,8
Phalacrocorax carbo	23	71,3	79,7	81,6	60,2
Ardea cinerea	26	63,3	73,0	74,9	47,0
Plegadis falcinellus	24	39,1	57,4	47,0	48,8
Anas platyrhynchos	38	62,9	69,8	72,4	40,5
Fulica atra	30	57,1	48,7	53,8	53,1
Vanellus vanellus	40	51,9	63,5	67,9	47,7
Tringa totanus	24	66,7	82,4	83,4	60,8
Larus ridibundus	53	65,4	52,9	56,5	67,9
Chlidonias niger	48	48,6	58,5	55,3	50,9
Chlidonias leucopterus	46	36,9	54,3	47,0	47,3
Sterna hirundo	47	40,0	64,4	71,8	19,5
Sterna albifrons	55	48,6	57,5	62,5	40,7
Columba livia	52	59,3	53,7	59,2	47,7
Alcedo atthis	28	63,7	53,7	63,4	47,0
Motacilla alba	71	79,9	66,9	76,8	68,5
Lanius collurio	98	68,6	74,7	75,4	65,0
Sturnus vulgaris	54	69,4	60,0	63,7	68,1
Pica pica	50	69,9	67,0	72,0	62,3
Corvus frugilegus	86	43,4	47,4	46,6	53,7
Corvus cornix	27	61,7	75,5	72,0	66,8
Sylvia nisoria	24	72,3	72,8	71,0	76,3
Ficedula hypoleuca	54	80,2	71,5	79,4	70,0
Turdus pilaris	40	65,8	63,4	59,5	71,8
Turdus merula	40	70,4	72,1	75,2	61,9
Turdus iliacus	39	56,1	71,0	67,3	51,2
Turdus philomelos	40	60,8	76,2	72,9	67,1
Parus major	68	63,7	68,8	62,9	75,1
Passer montanus	21	50,8	65,2	62,3	52,9
Fringilla coelebs	49	70,2	64,1	71,5	53,6

Примечание. Здесь и далее: N — число кладок; L — длина яйца; D — диаметр; W — объем; V — индекс удлиненности.

4.2.1. Размеры и форма яиц

Оценка индивидуальной изменчивости птиц по метрическим ооморфологическим признакам или производным от них признакам формы с использованием коэффициента вариации имеет некоторые особенности, связанные с внутривидовой изменчивостью величины кладки и внутрикладковой изменчивостью яиц. Кладки различной величины в однородной выборке при вычислении коэффициента вариации параметров яиц имеют неодинаковый статистический вес, тогда как все они характеризуют морфологические особенности только одной особи. Изменчивость яиц внутри кладки у отдельных самок неодинакова, и соответственно различен будет ее вклад, привносимый в общую изменчивость признака. Наконец, при описании индивида несколькими различными (в зависимости от величины кладки) по числу вариациями одного и того же признака происходит неадекватное числу обследованных особей изменение величины выборки. Из сказанного следует, что у видов с числом яиц в кладке, превышающим единицу, коэффициент вариации ооморфологических признаков оценивает индивидуальное разнообразие с определенными искажениями.

Для уменьшения привносимых помех необходима индивидуализация значений, каждой особи должно соответствовать одно значение признака. Простейшим приемом ее достижения является усреднение значений по кладке, в результате которого статистической вариантой выборки будет служить среднее значение признака по кладке. На основе преобразованной совокупности вычисляется межкладковый коэффициент вариации, который и служит оценкой индивидуальной изменчивости птиц по признакам внешней морфологии яиц.

Значения межкладкового коэффициента вариации, вычисленные для 31 вида птиц, колеблются в значительных пределах в зависимости от признака и вида (табл. 18). Наибольшей стабильностью отличается диаметр яйца, средний коэффициент вариации для исследуемых видов составляет 2,9 %. Индивидуальная изменчивость длины яйца в среднем выше, достигая 3,7 %. Подобное соотношение степени вариабельности двух основных промеров яйца отмечается всеми исследователями, обобщавшими соответствующие данные (Мянд, 1988; Нумеров и др., 1995). Объясняется оно механикой образования формы яйца в яйцеводе: диаметр жестко фиксируется калибром яйцевода, тогда как

Таблица 18

Межкладковые коэффициенты вариации ооморфологических признаков

Вид	N	L	D	W	V
Podiceps nigricollis	33	3,2 ± 0,4	3,1 ± 0,4	7,8 ± 1,0	11,9 ± 1,5
Podiceps cristatus	24	2,8 ± 0,4	2,2 ± 0,3	6,2 ± 0,9	8,1 ± 1,2
Phalacrocorax carbo	23	3,3 ± 0,5	3,6 ± 0,5	9,8 ± 1,4	8,9 ± 1,3
Ardea cinerea	26	4,7 ± 0,7	3,2 ± 0,4	9,2 ± 1,3	14,1 ± 2,0
Plegadis falcinellus	24	3,2 ± 0,5	2,4 ± 0,3	5,5 ± 0,8	14,3 ± 2,1
Anas platyrhynchos	38	3,7 ± 0,4	3,6 ± 0,4	10,0 ± 1,1	9,3 ± 1,2
Fulica atra	30	3,6 ± 0,5	2,9 ± 0,4	7,6 ± 1,0	12,9 ± 1,7
Vanellus vanellus	40	2,8 ± 0,3	2,4 ± 0,3	5,7 ± 0,6	12,0 ± 1,4
Tringa totanus	24	3,7 ± 0,5	3,1 ± 0,5	8,6 ± 1,2	12,2 ± 1,8
Larus ridibundus	53	3,9 ± 0,4	2,5 ± 0,2	7,2 ± 0,7	13,1 ± 1,3
Chlidonias niger	48	2,6 ± 0,3	2,1 ± 0,2	5,8 ± 0,6	9,4 ± 1,0
Chlidonias leucopterus	46	3,1 ± 0,3	2,3 ± 0,2	5,9 ± 0,6	12,6 ± 1,3
Sterna hirundo	47	2,9 ± 0,3	2,7 ± 0,3	7,5 ± 0,8	10,2 ± 1,1
Sterna albifrons	55	2,9 ± 0,3	2,3 ± 0,2	5,9 ± 0,6	13,1 ± 1,2
Columba livia	52	3,6 ± 0,4	2,9 ± 0,3	7,7 ± 0,8	13,7 ± 1,3
Alcedo atthis	28	2,9 ± 0,4	2,4 ± 0,3	6,8 ± 0,9	17,3 ± 2,3
Motacilla alba	71	4,3 ± 0,4	2,7 ± 0,2	8,6 ± 0,7	14,6 ± 1,2
Lanius collurio	98	4,1 ± 0,3	2,5 ± 0,2	7,1 ± 0,5	17,1 ± 1,2
Sturnus vulgaris	54	3,7 ± 0,4	2,6 ± 0,3	7,5 ± 0,7	14,0 ± 1,4
Pica pica	50	5,3 ± 0,5	3,2 ± 0,3	10,0 ± 1,0	16,4 ± 1,6
Corvus frugilegus	86	5,2 ± 0,4	3,1 ± 0,2	9,3 ± 0,7	17,2 ± 1,3
Corvus cornix	27	4,3 ± 0,6	3,6 ± 0,5	8,5 ± 1,2	19,0 ± 2,6
Sylvia nisoria	24	4,0 ± 0,6	2,9 ± 0,4	7,9 ± 1,2	17,2 ± 2,5
Ficedula hypoleuca	54	3,8 ± 0,4	2,6 ± 0,3	7,6 ± 0,7	13,7 ± 1,3
Turdus pilaris	40	4,9 ± 0,6	3,3 ± 0,4	9,4 ± 1,1	17,8 ± 2,0
Turdus merula	40	3,9 ± 0,4	3,2 ± 0,4	8,8 ± 1,0	14,5 ± 1,6
Turdus iliacus	39	4,1 ± 0,5	3,0 ± 0,3	8,8 ± 1,0	14,9 ± 1,7
Turdus philomelos	40	3,7 ± 0,4	3,8 ± 0,4	9,7 ± 1,1	17,5 ± 2,0
Parus major	68	3,3 ± 0,3	2,8 ± 0,2	7,2 ± 0,6	16,3 ± 1,4
Passer montanus	21	2,9 ± 0,5	3,0 ± 0,5	7,4 ± 1,1	12,5 ± 1,9
Fringilla coelebs	49	3,8 ± 0,4	3,0 ± 0,3	8,6 ± 0,9	14,8 ± 1,5

продольная ось яйца имеет бо́льшую возможность к изменению. Однако нередко изменчивость длины и диаметра оказывается сходной, а у некоторых видов сильнее варьирует диаметр. Поэтому в полной мере этот феномен нельзя признать объясненным.

А. М. Болотников и В. А. Тарасов (1977) показали, что разница в изменчивости длины и диаметра обусловлена их неодинаковым влиянием на изменчивость объема яйца — биологически важного признака, находящегося под контролем отбора. Даже сравнительно небольшие изменения диаметра яйца существенно сказываются на объеме, в то время как при таком же изменении длины яйца объем изменяется значительно меньше. Несмотря на логичность и такое объяснение наталкивается на определенные трудности, поскольку в яйцеводе сначала формируется объем яйца и только потом длина и диаметр, а не наоборот.

Наиболее изменчивым из рассматриваемых признаков оказался индекс удлиненности, характеризующий форму яйца (среднее значение коэффициента вариации — 13,9 %). Интересно отметить, что между степенью удлиненности яиц и величиной изменчивости существует корреляционная связь ($r = -0{,}65$; $p < 0{,}05$). Виды, у которых яйца в среднем более округлые, отличаются большей изменчивостью формы, а у видов с удлиненной формой яйца изменчивость в целом ниже.

Средняя вариабельность объема яйца составляет 7,9 %, что заметно выше в сравнении с длиной и диаметром. Известно, что коэффициент вариации какой-либо структуры зависит от единицы измерения, описывающей ее величину. При линейном выражении изменчивость ниже, чем при объемном (Лакин, 1990). Эта особенность распространяется и на характеристики яйца.

Распределение видов на плоскости координат изменчивости объема и формы яйца свидетельствует, что в рассматриваемой совокупности воробьиные птицы в целом характеризуются большей изменчивостью яиц, чем неворобьиные (рис. 22). Представители некоторых семейств или родов могут обладать большим сходством по степени изменчивости. Особенно выделяются в этом отношении виды семейства врановых — сорока, грач и серая ворона. Все они среди изученных птиц отличаются сильной и сходной по величине индивидуальной изменчивостью признаков. Близки к ним некоторые дрозды, это рябинник и певчий дрозд, но меньшая изменчивость свойственна черному дрозду и белобровику.

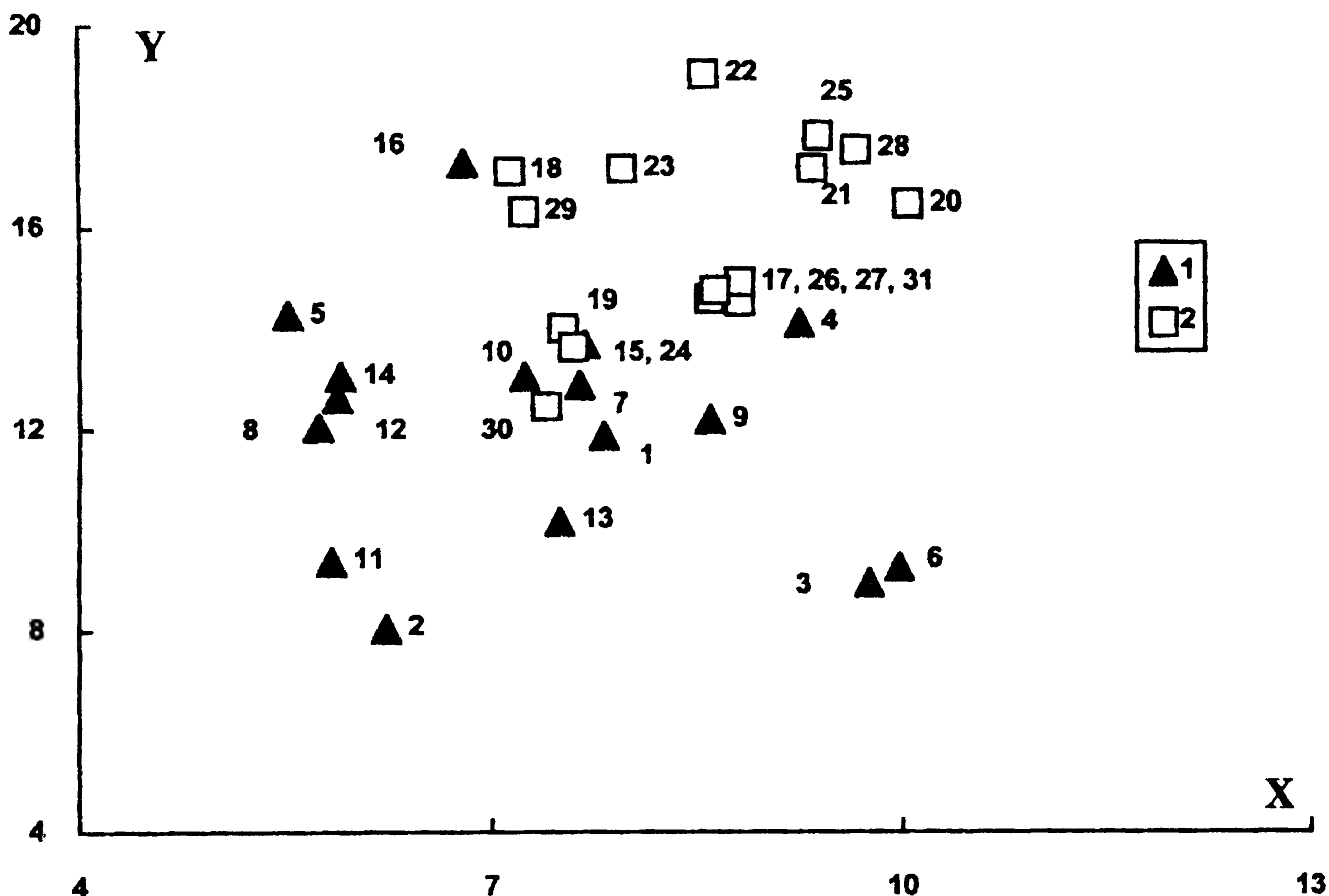


Рис. 22. Распределение видов на основе коэффициентов вариации объема (ось X) и индекса удлиненности яйца (ось Y). *1* — неворобьиные, *2* — воробьинообразные. Виды: *1* — черношейная поганка; *2* — большая поганка; *3* — большой баклан; *4* — серая цапля; *5* — каравайка; *6* — кряква; *7* — лысуха; *8* — чибис; *9* — травник; *10* — озерная чайка; *11* — черная крачка; *12* — белокрылая крачка; *13* — речная крачка; *14* — малая крачка; *15* — сизый голубь; *16* — обыкновенный зимородок; *17* — белая трясогузка; *18* — обыкновенный жулан; *19* — обыкновенный скворец; *20* — сорока; *21* — грач; *22* — серая ворона; *23* — ястребиная славка; *24* — мухоловка-пеструшка; *25* — рябинник; *26* — черный дрозд; *27* — белобровик; *28* — певчий дрозд; *29* — большая синица; *30* — полевой воробей; *31* — зяблик

Слабая изменчивость из воробьиных наблюдается у полевого воробья, обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) и мухоловки-пеструшки. Все эти виды — дуплогнездники; отсюда находит подтверждение закономерность о большей изменчивости открытогнездящихся птиц в сравнении с закрытогнездящимися (Климов, 1997). Кроме того, в группе открытогнездящихся видов просматривается тенденция снижения изменчивости у относительно поздногнездящихся видов (обыкновенный жулан, ястребиная славка) в сравнении с гнездящимися рано (врановые, некоторые дрозды).

Среди неворобьиных относительно высока изменчивость объема яйца у серой цапли (*Ardea cinerea*), кряквы, большого баклана и травника. Наименьшая она у большой поганки

(*Podiceps cristatus*), чибиса (*Vanellus vanellus*), каравайки и трех видов крачек — черной (*Chlidonias niger*), белокрылой и малой (*Sterna albifrons*). Связь сроков гнездования и степени изменчивости здесь прослеживается не всегда. В семействе чайковых она выражена достаточно отчетливо: у озерной чайки (*Larus ridibundus*), приступающей к откладке яиц уже в апреле, изменчивость наибольшая; снижается она по индексу удлиненности у гнездящейся в мае речной крачки и в целом минимальна у остальных видов крачек, размножающихся позже двух предыдущих представителей семейства. Следует отметить, что материал по чайковым собран на одном водоеме — Воронежском водохранилище, где последовательность сроков гнездования установлена за ряд лет.

Не согласуются с этим данные по чибису и травнику. Раннее гнездование характерно для чибиса, однако у него изменчивость объема яйца заметно меньшая, чем у травника. Возможно, это является следствием формирования выборок, которые у данных видов составлены из кладок, принадлежащих к популяциям из различных географических регионов.

Таким образом, индивидуальная изменчивость размеров и формы яйца в межвидовом сравнении проявляет определенную зависимость от условий размножения. Откладка яиц у раноразмножающихся видов происходит при нестабильных условиях внешней среды (возвраты холодов, снегопады, временный недостаток кормов и т. п.) и именно этим видам в целом свойственна повышенная изменчивость яиц. Существенное значение имеют также условия инкубации и роста птенцов. У дуплогнездников они отличаются большей стабильностью, например, меньшим перепадом температур (Кузякин, 1936; Новиков, 1959), чем у открытогнездящихся видов, и для последних также характерна бóльшая вариабельность яиц.

4.2.2. Окраска яиц

У различных видов птиц яйца могут быть неокрашенными, окрашенными однотонно и с наличием рисунка. У закрытогнездящихся видов яйца чаще всего окрашены однотонно, у открытогнездящихся они обычно имеют рисунок, который совместно с цветом основного фона может маскировать яйцо на субстрате. Отложение пигмента происходит в маточном отделе яйцевода в период формирования скорлупы, причем как в ее относительно

глубоких слоях, так и на поверхности. Для изучения индивидуальной изменчивости наибольший интерес представляют те виды, у которых скорлупа яиц имеет рисунок. Параметры визуальной оценки окраски яйца подробно изложены в методической статье Ю. В. Костина (1977), методика точной количественной оценки окраски предложена совсем недавно (Титов и др., 1997). На возможность использования признаков окраски яйца в популяционной морфологии впервые обратили внимание А. В. Яблоков и А. В. Валецкий (1972).

С разработкой фенетического подхода к исследованию природных популяций (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985) предпринят ряд попыток выделения дискретных вариаций окраски яиц и анализа на этой основе фенотипической структуры популяций птиц (Курлавичус, Григонис, 1985; Лебедева, 1985; Климов, Овчинникова, 1988; Климов и др., 1990; Климов, 1992; Климов и др., 1992; Муравьев и др., 1996). Наличие внутрикладковой изменчивости рассматриваемых характеристик и различная величина кладки у отдельных особей ставят определенные ограничения в проведении подобных работ. Необходимо прежде всего в качестве варианты выборки принимать не яйцо, а кладку в целом. При фенетическом анализе рассматриваются признаки у каждой особи, яйцо же не является особью, ее роль выполняет вся кладка как совокупность гомологичных структур организма самки (см. параграф 4.4). Отождествление яйца и особи возможно только у видов с одним яйцом в кладке. Пренебрежение данной особенностью может сильно искажать полученные результаты.

Из сказанного следует, что для фенетических исследований пригодны лишь те признаки окраски и рисунка, внутрикладковая вариабельность которых не выходит за рамки некоей установленной нормы. Например, для окраски в качестве нормы можно взять цвет основного фона вне зависимости от его интенсивности, а для рисунка — наличие венчика в инфундибулярной зоне вне зависимости от степени его выраженности. Если признак проявляет в пределах кладки очень сильную изменчивость вплоть до вычленения альтернативных вариантов, то феном в таких случаях может служить сам характер этой изменчивости в кладке. При отождествлении яйца́ с особью яйца из одной кладки могут попасть в различные фенотипические классы (опосредованно генотипические), что, исходя из высказанных положений, недопустимо.

Наиболее высокая индивидуальная изменчивость окраски яиц, видимо, свойственна обыкновенной кукушке (*Cuculus canorus*). У этого вида как во внутри-, так и в межпопуляционной изменчивости выделяются группы самок, откладывающие яйца определенного типа окраски: "вьюрковый", "горихвосточий", "камышевочий", "овсяночий", "коньковый" и др. (Мальчевский, 1987). В течение жизни самки окраска откладываемых ею яиц не меняется — это генетически жестко фиксированный признак. Индивидуальное разнообразие яиц кукушки является одним из немногих, если не единственным случаем изменчивости окраски яиц у птиц, когда ее адаптивное значение выступает со всей очевидностью. Однако и здесь необходимы некоторые оговорки, связанные с поведением видов-воспитателей. Последние в общем делятся на две группы, одна из которых принимает в гнезда яйца кукушки, только сходные или идентичные по окраске со своими, а вторая — проявляет безразличие к внешнему виду яиц. Именно первая группа птиц и послужила основным фактором дифференциации самок кукушки на внутривидовые группировки, отличающиеся окраской яиц. Не случайно в определенных частях ареала, как правило, доминирует тот тип окраски, который сходен с окраской главного вида-воспитателя (Котт, 1950). Об этом же свидетельствует работа А. Д. Нумерова (1993), который, продолжая известное исследование А. С. Мальчевского (1958), обобщил сведения о 2060 случаях паразитирования кукушки на 114 видах в 17 регионах бывшего СССР. Например, в Прибалтике, Северо-Западе европейской части России и Центральной лесостепной части России чаще всего встречается голубой ("горихвосточий") тип окраски яиц кукушки и здесь же роль обыкновенной горихвостки как вида-воспитателя является доминирующей или субдоминирующей. На Украине и в Молдавии, Южном Поволжье, Юге России, Средней Азии, Дальнем Востоке наблюдается соответствие между лидирующей "камышевочьей" окраской яиц кукушки и главными объектами ее паразитирования — различными видами камышевок (*Acrocephalus sp.*). Несовпадение на каком-либо участке ареала наиболее часто встречающейся окраски яиц кукушки и основного воспитателя наблюдается в тех случаях, когда воспитатель не проявляет неприязни к яйцам не свойственной данному виду окраски. Одним из таких видов в некоторых регионах является белая трясогузка и, например, в Центральной лесной части России, где она слу-

жит главным видом-воспитателем, доминирует "горихвосточий" тип окраски яиц кукушки (в целом же на территории европейской части бывшего СССР в гнездах белой трясогузки в норме встречаются яйца кукушки мимикрирующего типа (Мальчевский, 1958)).

Трудно согласиться с мнением, что индивидуальная изменчивость яиц кукушки есть как бы по своей природе присущее данному виду свойство, т.е. сформировавшееся случайно или, по крайней мере, вне связи с ее паразитическим размножением. Вероятнее всего, дело обстоит иначе. Вновь возникавший тип окраски подхватывался отбором в тех случаях, когда он позволял расширить круг используемых хозяев, тем самым ослабляя конкуренцию за воспитателей и негативное давление на них. Способность самок откладывать за сезон до десяти и более яиц позволяет им при необходимости одновременно апробировать окраску яиц на нескольких видах, что существенно повышает вероятность правильного выбора. Прочность связи кукушек со своими воспитателями нередко нарушается по экологическим причинам, прежде всего — это снижение численности последних.

Весьма высока индивидуальная изменчивость окраски яиц у толстоклювой (*Uria lomvia*) и тонкоклювой кайр, откладывающих одно яйцо. Причины этой изменчивости остаются неизвестными, хотя иногда высказывается предположение, что она способствует нахождению птицей своего яйца среди их множества в колонии, принадлежащих другим самкам. Однако специальные опыты, проведенные еще Ю. М. Кафтановским (1951), показали полную несостоятельность этой гипотезы. Птицы при возвращении в "гнездо" ищут не свое яйцо, а конкретное место на карнизе, где могут насиживать подмененные, не принадлежащие им яйца.

У ряда видов воробьиных птиц, например, у обыкновенного жулана, зяблика, лесного конька (*Anthus trivialis*) и др. в популяциях также присутствуют более или менее ярко выраженные окрасочные морфы яиц. Не всегда удается отнести ту или иную кладку к определенной морфе, однако в большинстве случаев это делается без особого труда, если заранее четко определены критерии морф (Балацкий, 1985; Климов, 1997; Soler, 1988). Нередко разные исследователи у одного и того же вида, например у обыкновенного жулана, выделяют неодинаковое число цветовых вариаций, что зависит от цели работы и, видимо, индивидуальных особенностей восприятия (Дементьев, 1954; Мальчевский, 1981; Никифоров и др., 1989; Михеев, 1996).

Особый интерес вызывает вопрос о соответствии внутрипопуляционной изменчивости окраски яиц понятию генетического полиморфизма. Последний определяется как существование в популяции двух или более генетически различных и фенотипически прерывистых форм, при этом частота самой редкой из них не может быть следствием повторных мутаций и соотношение частот форм сохраняется в ряду поколений (Майр, 1968; Грант, 1980; Яблоков, 1987). Такая изменчивость должна проявлять менделевское расщепление, что в отношении окраски яиц трудно проверяемо на практике и кажется сомнительным по причине непрерывистых ее вариаций от кладки к кладке. Тем не менее при тщательном анализе окраски скорлупы обыкновенного жулана А. П. Крапивному и Н. П. Кнышу (1986) удалось выделить три различающихся фенотипических класса и предположить ее простое моногибридное наследование. Первый фенотип (телесно-розовая скорлупа) соответствует гомозиготе с доминантным аллелем (*AA*), второй фенотип (зеленоватая скорлупа) имеют гомозиготы с рецессивным аллелем (*aa*), гетерозигота (*Aa*) также имеет собственное фенотипическое проявление (кремоватая скорлупа). Фактическое распределение частот фенотипов соответствует теоретически ожидаемому. Наблюдаемая же некоторая непрерывистая изменчивость объясняется тем, что ген окраски может находиться в нескольких промежуточных состояниях между доминантным и рецессивным.

В ранее проведенном исследовании (Лихацкий, Венгеров, 1992) мы у обыкновенного жулана выделили две морфы по окраске яиц: “розовую”, к которой относили кладки с розовым фоном скорлупы и обязательным наличием ржаво-красных пятен, и “серую”, имеющую фон серого, серовато-зеленого или кремового цветов, на котором размещены тусклые бурые пятна. Такое разделение позволяет быстро определять в природе принадлежность кладок к той или иной морфе. В соответствии с приведенным выше описанием, розовая морфа имеет генотип *AA*, а серая морфа собирает в себя генотипы *Aa* и *aa*. Из осмотренных за 12 лет в Воронежском заповеднике 313 кладок 26,2 % принадлежали к розовой морфе и 73,8 % к серой (табл. 19). Отсюда на основании формулы Харди—Вайнберга, частота рецессивного и доминантного аллелей очевидно составляет по 0,5, частота генотипов *AA* и *aa* по 0,25, частота генотипа *Aa* — 0,5. В различные годы доля розовой морфы в популяции колеблется относи-

тельно своей теоретической величины (25 %) в ту или иную сторону с максимальным отклонением около ± 7 %, т.е. популяция в исследуемом отношении находится в равновесном состоянии.

Таблица 19

Частоты морф по окраске яиц у обыкновенного жулана

Год	Число гнезд	Серая морфа	Розовая морфа	% розовой
1985	36	25	11	30,6
1986	3	2	1	33,3
1988	55	41	14	25,5
1989	55	39	16	29,1
1990	37	30	7	18,9
1991	20	16	4	20,0
1992	23	16	7	30,4
1993	23	17	6	26,1
1994	18	13	5	27,8
1995	12	9	3	25,0
1996	18	14	4	22,2
1997	13	9	4	30.8
Всего	313	231	82	26,2

Таким образом, косвенными методами установлено, что полиморфизм по окраске яиц у обыкновенного жулана имеет генетическую природу. Помимо рассмотренных выше обстоятельств об этом свидетельствует и тот факт, что в одной кладке никогда не встречаются яйца, принадлежащие к разным морфам, и это свойственно не только обыкновенному жулану, но и многим другим видам. Одни и те же самки из года в год откладывают яйца строго определенной морфы. Последнее нам удалось проследить у четырех окольцованных особей, три из которых принадлежали к серой и одна к розовой морфе. Спустя один-два года после первичного отлова самок и осмотра их кладок эти птицы вновь гнездились на том же локальном участке и откладывали яйца неизменной морфы.

По механизму поддержания динамического равновесия морф генетический полиморфизм подразделяется на гетерозиготный и адаптационный (Тимофеев-Ресовский, 1964; цит. по: Яблоков, 1987). Гетерозиготный полиморфизм является следствием более высокой приспособленности гетерозиготы (*Аа*) в сравнении с обеими гомозиготами (*АА* и *аа*). Адаптационный полиморфизм

устанавливается в тех случаях, когда морфы различаются по степени приспособленности к разным условиям внешней среды и соответственно подвергаются разнонаправленным давлениям отбора. Чаще всего селективная ценность той или иной морфы в популяции определяется не тем внешним признаком, по которому морфы идентифицируются, а по коррелирующим с ним физиологическим, биохимическим и иным характеристикам. В отношении полиморфизма яиц обыкновенного жулана мы, скорее всего, имеем дело с его гетерозиготной формой. Имеющиеся данные не позволяют провести сравнение трех генотипических морф по ряду признаков, поэтому мы ограничимся только анализом преимущественно экологических особенностей розовой морфы (доминантная гомозигота) и серой морфы (совокупность рецессивной гомозиготы и гетерозиготы). Такое сравнение, конечно, нельзя признать корректным, однако по некоторым признакам оно вполне допустимо, поскольку выявляет различия морф, что само по себе важно для выяснения причин существования полиморфизма.

Сроки размножения птиц устанавливали по дате откладки первого яйца в каждом гнезде. Их распределение по пятидневкам в течение всего периода размножения показывает определенные различия у исследуемых морф (рис. 23). Начало откладки яиц у серой морфы приходится на третью пятидневку мая, тогда как у розовой морфы это происходит только в пятой пятидневке, т.е. разница составляет около десяти дней. Распределения построены на основе многолетних данных, и вероятность правильного отражения ситуации здесь очень высока. Различаются у морф и пики начала откладки яиц, правда, всего на одну пятидневку, а вот время окончания гнездования у них практически совпадает.

Обе морфы для расположения гнезд используют весьма разнообразный набор древесных и кустарниковых пород (табл. 20). Предпочтение, однако, они отдают лишь немногим из них, и на первом месте здесь стоит яблоня, причем ее невысокая кустарниковая форма, имеющая очень густые короткие ветви. Там, где есть возможность выбора, птицы чаще строят гнезда именно на этой породе. Из других пород по степени предпочтительности выделяются еще дуб и береза, во всех случаях это молодые деревья, характеризующиеся густым расположением ветвей. Отмеченное нами ранее (Лихацкий, Венгеров, 1992) более выраженное тяготение розовой морфы к яблоне на большем ма-

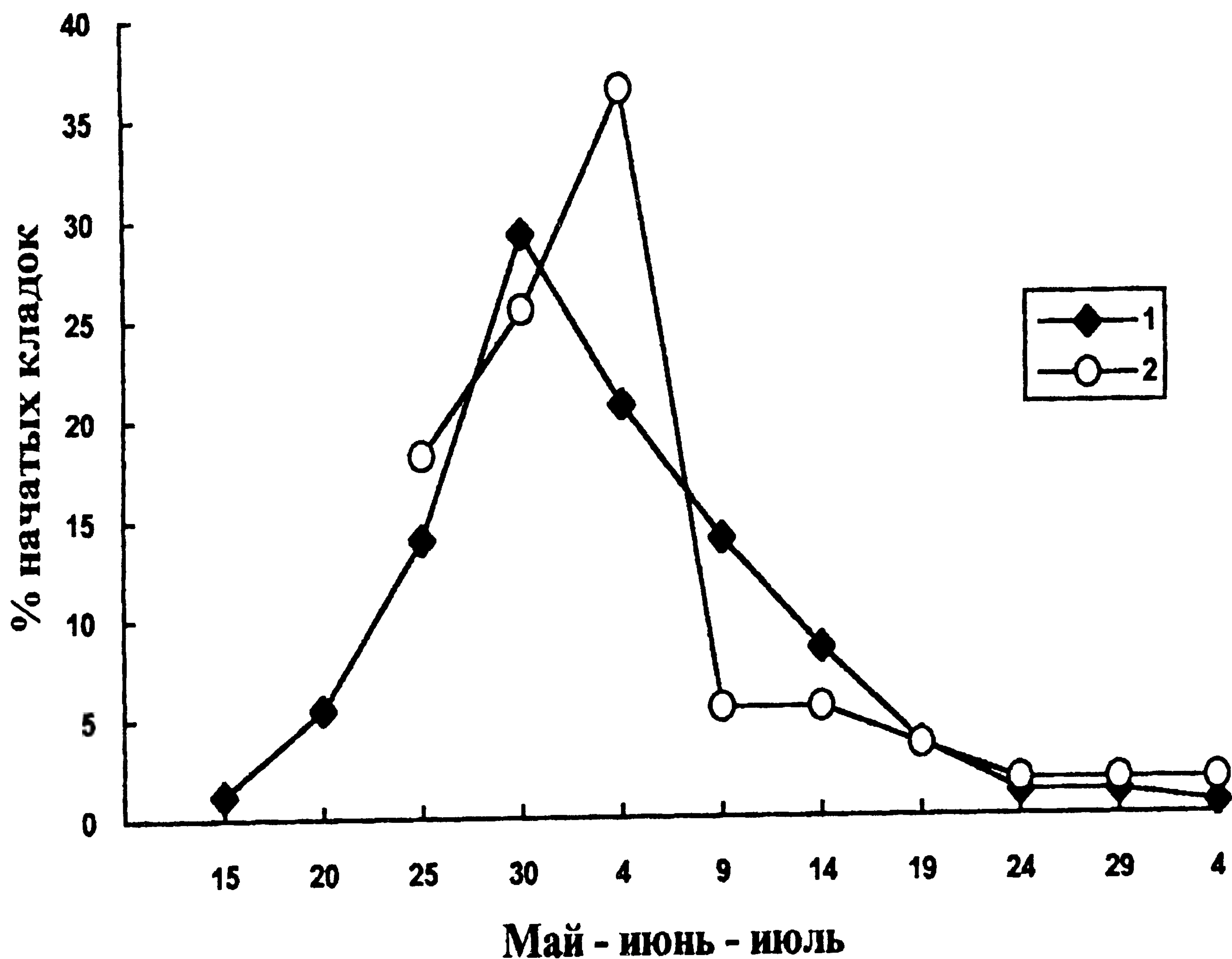


Рис. 23. Распределение дат откладки первого яйца по пятидневкам у обыкновенного жулана. *1* — серая морфа, n = 164; *2* — розовая морфа, n = 55

Таблица 20

Распределение гнезд (%) обыкновенного жулана по древесно-кустарниковым породам

Порода	Серая морфа n=229	Розовая морфа n=82
1	2	3
1. Яблоня	34,9	26,8
2. Дуб	17,5	11,0
3. Береза	13,5	12,2
4. Ива	7,9	7,3
5. Груша	5,2	6,1
6. Липа	4,8	1,3
7. Клен татарский	3,1	7,3
8. Вяз	3,1	3,6
9. Лещина	3,1	3,6

1	2	3
10. Крушина	1,7	2,4
11. Черемуха	1,3	3,6
12. Осина	0,9	6,1
13. Ольха	0,9	2,4
14. Сосна	0,9	1,3
15. Бузина	0,4	1,3
16. Бересклет	0,4	—
17. Клен полевой	0,4	—
18. Клен американский	—	1,3
19. Боярышник	—	2,4

териале не просматривается, но сохраняется ее меньшая привязанность к дубу. Следует отметить также почти полное игнорирование серой морфой осины, в то время как у розовой морфы на этой породе располагается около 6 % гнезд. В целом указанные различия, видимо, носят случайный характер. Средняя высота расположения гнезд у морф достоверно не различается: серая - 1,4 ± 0,1 м (n = 230), розовая — 1,5 ± 0,1 м (n = 81). В одном случае у серой морфы гнездование отмечено на земле.

Таблица 21

Структура величины кладки (%) у обыкновенного жулана

Число яиц	Серая морфа n = 167	Розовая морфа n = 66
4	4,8	7,6
5	34,1	30,3
6	51,5	53,0
7	9,6	9,1
Среднее	5,68 ± 0,06	5,64 ± 0,09

По начальной продуктивности размножения, определяемой величиной кладки, сравниваемые внутрипопуляционные группировки также не имеют существенных различий (табл. 21). У обеих морф на территории Воронежского заповедника встречаются кладки от четырех до семи яиц. Чуть более половины гнезд содержат шесть яиц, относительно велика доля пятияйцовых кладок, а крайние варианты наблюдаются значительно реже, при

этом у розовой морфы несколько выше доля кладок из четырех яиц. Средняя величина кладки у обеих морф одинакова.

По успешности размножения, определенной по модифицированному методу Мэйфилда (Паевский, 1985), имеются небольшие, но достоверные ($p < 0,001$) различия (табл. 22). Основным фактором смертности яиц и птенцов в изучаемой популяции является хищничество. Доля разоряемых гнезд во время как инкубации, так и выкармливания птенцов, у розовой морфы ниже, чем у серой. В результате общая успешность размножения у розовой морфы на 12,3 % выше. Причину этих различий назвать трудно, тем более, что они не столь велики по абсолютному выражению и на меньшем материале не обнаруживались (Лихацкий, Венгеров, 1992). Различия не связаны со сроками размножения, поскольку гибель ранних гнезд серой морфы меньше, чем более поздних (общая успешность размножения для гнезд серой морфы с датой откладки первого яйца до 25 мая составляет 60,1 ± 1,1 %).

Таблица 22

Успешность размножения (%) обыкновенного жулана

Параметры	Серая морфа (n = 171)	Розовая морфа (n = 57)
Успешность вылупления	62,5 ± 0,5	71,6 ± 0,9
Успешность выкармливания	75,3 ± 0,6	82,9 ± 0,8
Итоговая успешность	47,1 ± 0,5	59,4 ± 0,9

Таким образом, по рассмотренным выше характеристикам сравниваемые морфы обыкновенного жулана сильных различий не обнаруживают. Можно лишь указать на существование небольших различий в сроках размножения, у серой морфы гнездование начинается раньше, что обусловливает бóльшую продолжительность всего репродуктивного периода. Более высокая успешность размножения розовой морфы нуждается в проверке, поскольку данный показатель достаточно изменчив по причине множественности действующих на него, часто случайных, факторов.

При необычных экологических условиях частоты морф, выделяемых по окраске яиц, у некоторых видов могут существенно изменяться. В качестве примера рассмотрим две простран-

ственные группировки зяблика, обитающие в различных экологических условиях. Одна группировка изучена в пределах Воронежского заповедника, т.е. в естественных ненарушенных местообитаниях, вторая — на урбанизированной территории, а именно, в Центральном парке г. Воронежа (Венгеров, 1990 а, б).

Зяблик в период размножения является строго территориальным видом, как правило, моногам; в природных местообитаниях гнездящиеся пары распределяются по территории относительно равномерно, часто образуя, тем не менее, отдельные локальные микрогруппировки (Ильина, 1982; Паевский, 1982; Симкин, Штейнбах, 1988 и др.). Все это в полной мере относится к популяции зяблика в Воронежском заповеднике, он здесь заселяет фактически всю покрытую лесом площадь, меняя свою плотность в зависимости от качества местообитаний. В целом территориальное распределение зяблика в гнездовой период в заповеднике характерно для естественных местообитаний, оно хорошо изучено и поэтому подробно рассматривать его нет необходимости.

Территориальное размещение гнездящихся пар зяблика в городском парке претерпело существенные изменения. От сравнительно равномерного распределения гнезд произошел переход к групповому гнездованию в колониях рябинника. Вселение в колонии привело к значительному уменьшению гнездовых участков, минимальное расстояние между гнездами в некоторых случаях равнялось 8—10 м, иногда с одной точки можно было наблюдать 5—6 близко расположенных гнезд.

Число гнезд зяблика в колониях рябинника зависит от величины последних и колеблется от 2 до 15 (рис. 24). Причиной столь резкой деформации территориальной структуры послужило хищничество врановых (сорока, серая ворона, сойка), численность которых в парке очень высока. Врановые своей хищнической деятельностью оказывают сильное отрицательное влияние на размножение открытогнездящихся воробьиных птиц. При наличии колоний рябинников некоторые виды воробьиных как в нарушенных, так и в естественных сообществах охотно поселяются внутри и рядом с колониями, пользуясь их защитной ролью (Нанкинов, 1970; Олигер, 1970; Давыдов, Бухмастов, 1977; Мальчевский, Пукинский, 1983; Морозова, 1984; Самойлов, 1984; Шурупов, 1984; Александров, Климов, 1985; Slagsvold, 1979, 1980). Размножение зяблика под защитой колониального вида в городском парке представляет собой адаптивную реакцию к конкретным условиям изменившейся биотической среды. Строгую привязанность к колониям данный вид сохраняет лишь в зоне

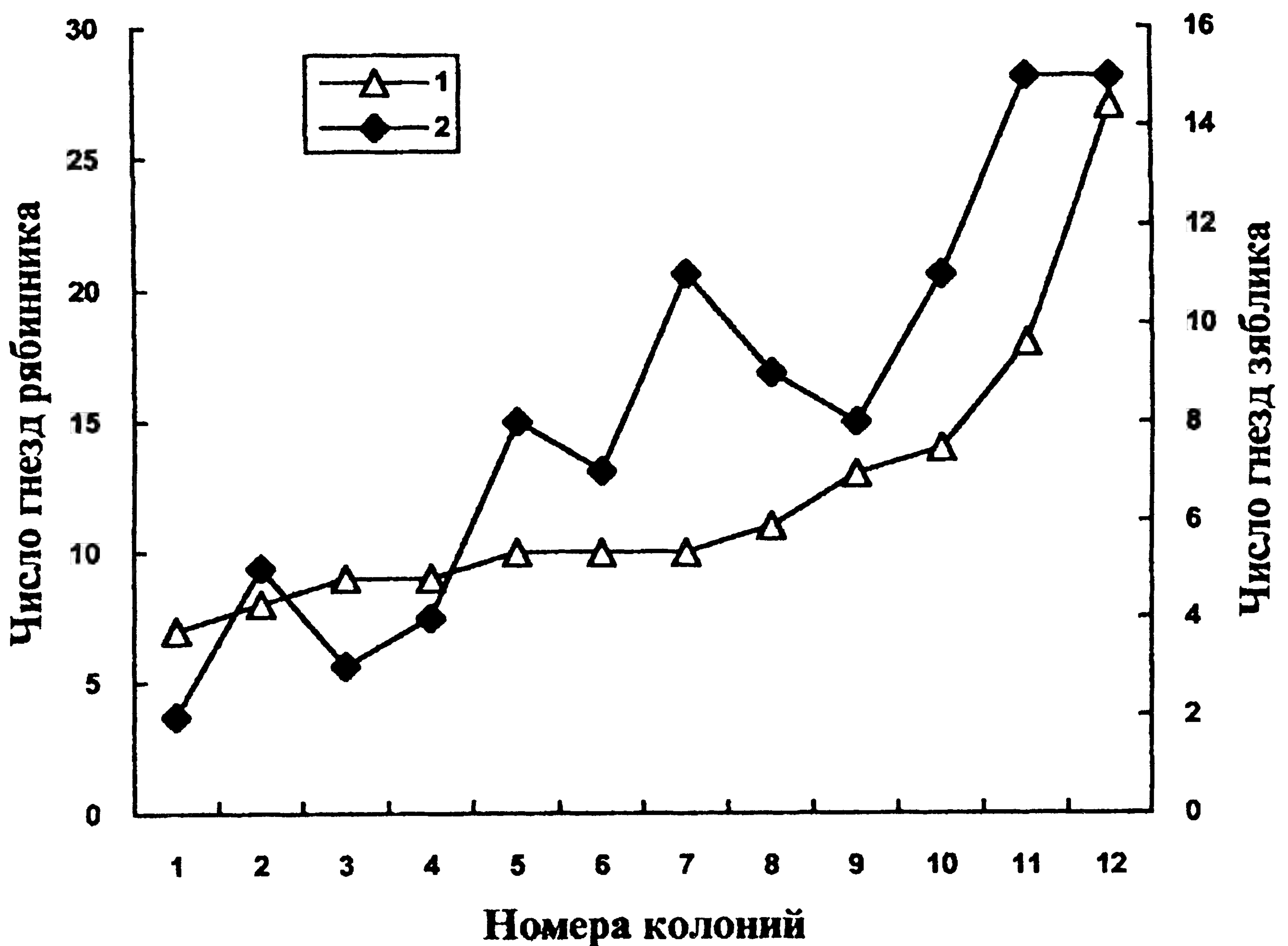


Рис. 24. Концентрация гнезд зяблика в колониях рябинника различной величины. *1* — рябинник; *2* — зяблик

наибольшего влияния урбанизации, где самая высокая численность врановых.

Совместное гнездование с рябинником послужило причиной направленного смещения средних сроков размножения зяблика на более ранний период в сторону их сближения с таковыми у колониального вида (рис. 25). При этом распределение дат откладки первого яйца у зяблика в парке по форме сходно с колониальным видом, а не одиночно-территориальным. После начала гнездования быстро наступает его пик и затем также сравнительно быстро число гнездящихся птиц снижается. Характер изменений свидетельствует об их социальной обусловленности, а не о какой-либо другой, в том числе и микроклиматической. Зяблики в колониях рябинника никогда не начинают откладку яиц раньше дроздов. Она наблюдается у них только после того, как в части гнезд рябинников появятся кладки и начнется насиживание. Начальные сроки размножения зяблика в парке и заповеднике не различаются, из этого следует, что на начало размножения фенологические условия парка существенного влияния не

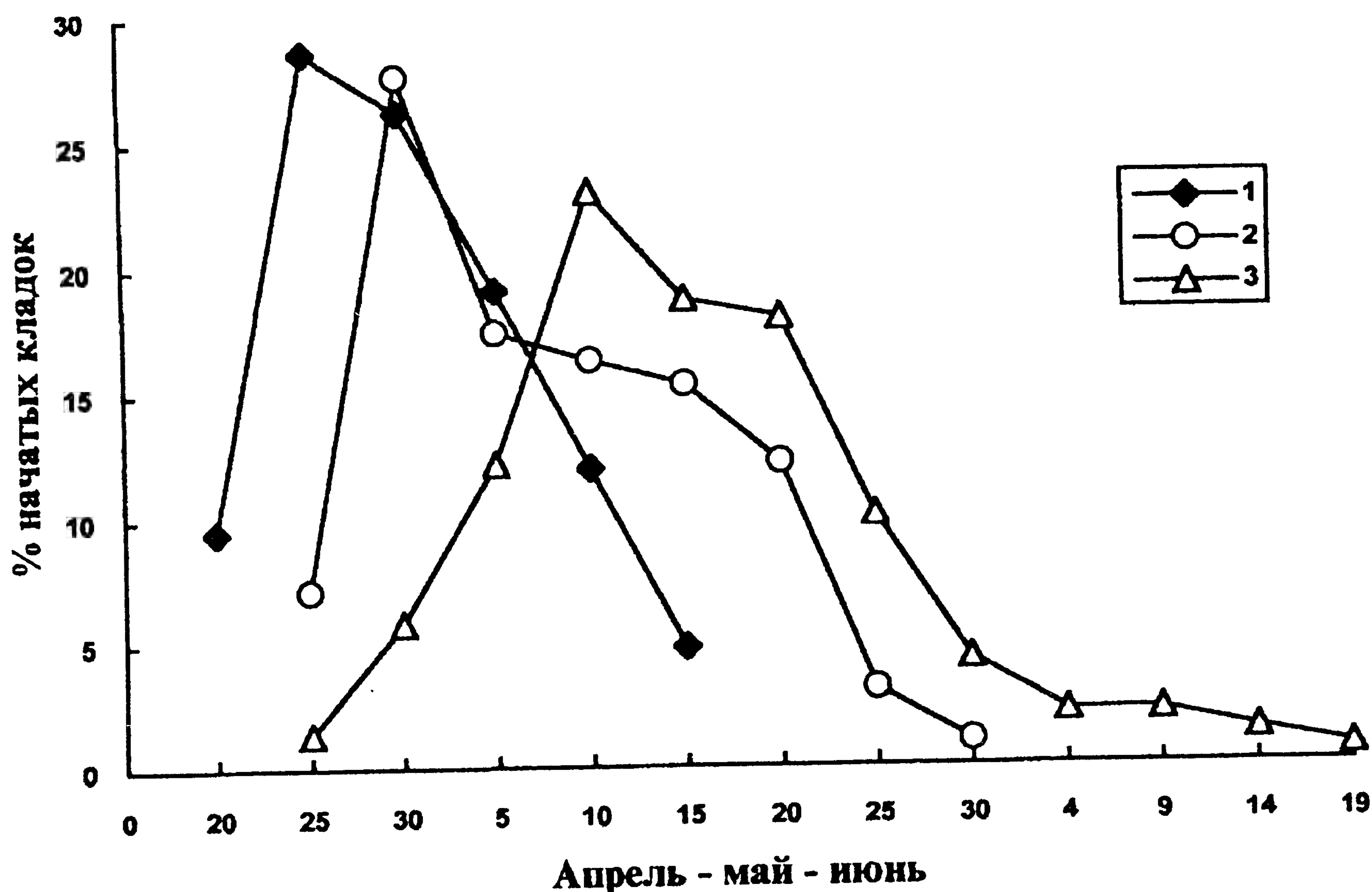


Рис. 25. Распределение дат откладки первого яйца по пятидневкам у рябинника (*1*), зяблика в парке (*2*) и заповеднике (*3*). Рябинник n = 84; зяблик (*2*) n = 98, (*3*) n = 139

оказывают. Как отмечено выше, поселившиеся в колониях пары образуют достаточно плотные скопления. В результате этого вступает в силу взаимная социальная стимуляция размножающихся пар — эффект Дарлинга (Иваницкий, 1981; Панов, 1983), следствием которого и является относительная единовременность размножения в начальный период репродуктивного сезона.

Успешность размножения зяблика в колониях рябинника очень высока — 76,9 ± 0,7 % (n = 80), вне колоний на территории городского лесопарка она ничтожна (5,9 ± 1,3 % (n = 22)), здесь почти все гнезда разоряются врановыми. В заповеднике успешность размножения гораздо ниже, чем в колониях (19,4 ± ± 0,6 % (n = 105)), однако основной причиной гибели яиц и птенцов здесь служат не врановые, а мелкие млекопитающие.

Таким образом, сравниваемые пространственные группировки зяблика имеют существенные различия по некоторым важным экологическим характеристикам. Рассмотрим теперь особенности фенотипической структуры данных группировок по окрасочному полиморфизму яиц. Окраска яиц зяблика проявляет изменчивость по цвету основного фона скорлупы и рисунку из пятен различной формы и величины. В пределах изменчивости данных характеристик нами выделены четыре морфы (Венгеров, 1990 б):

I — голубая с венчиком в инфундибулярной зоне; II — голубая с равномерной пятнистостью; III — бурая с венчиком в инфундибулярной зоне; IV — бурая с равномерной пятнистостью. К морфам I и II относили только яйца, имеющие хорошо выраженный голубой фон, внутренние пятна размытые с фиолетовым оттенком, наружные пятна темно-бурые, почти черные. У морф III и IV основной фон может быть кремовым, голубовато-зеленым, серым, четких границ между цветовыми вариациями при этом нет; внутренние пятна размытые, буроватого цвета, наружные пятна красно-бурые, чаще с размытыми краями. Все яйца из одной кладки принадлежали только к определенной морфе.

Всего в заповеднике осмотрено 108 кладок, по встречаемости (рис. 26) преобладает морфа IV (50,9 %), затем следуют морфы III (29,6 %), I (17,6 %) и II (1,9 %). В парке в колониях рябинника, где осмотрено 72 кладки, частоты морф изменяются. Участие морфы IV составляет 38,9 %, далее следуют морфы I (26,4 %), III (25 %), II (9,7 %). В итоге частоты голубых морф в колониях, по сравнению с заповедником, повышены, а частоты бурых морф, соответственно, понижены. Вследствие неодинакового распределения частот в исследуемых выборках отличаются и показатели внутрипопуляционного разнообразия (Животовский, 1982). Среднее число фенотипов в колониях оказалось достоверно ($p < 0,01$) бóльшим ($3,798 \pm 0,103$), чем в заповеднике ($3,293 \pm \pm 0,147$). При таком же уровне значимости, но с обратной направленностью, различаются выборки по доле редких фенотипов (заповедник — $0,177 \pm 0,037$, парк — $0,051 \pm 0,026$). Таким об-

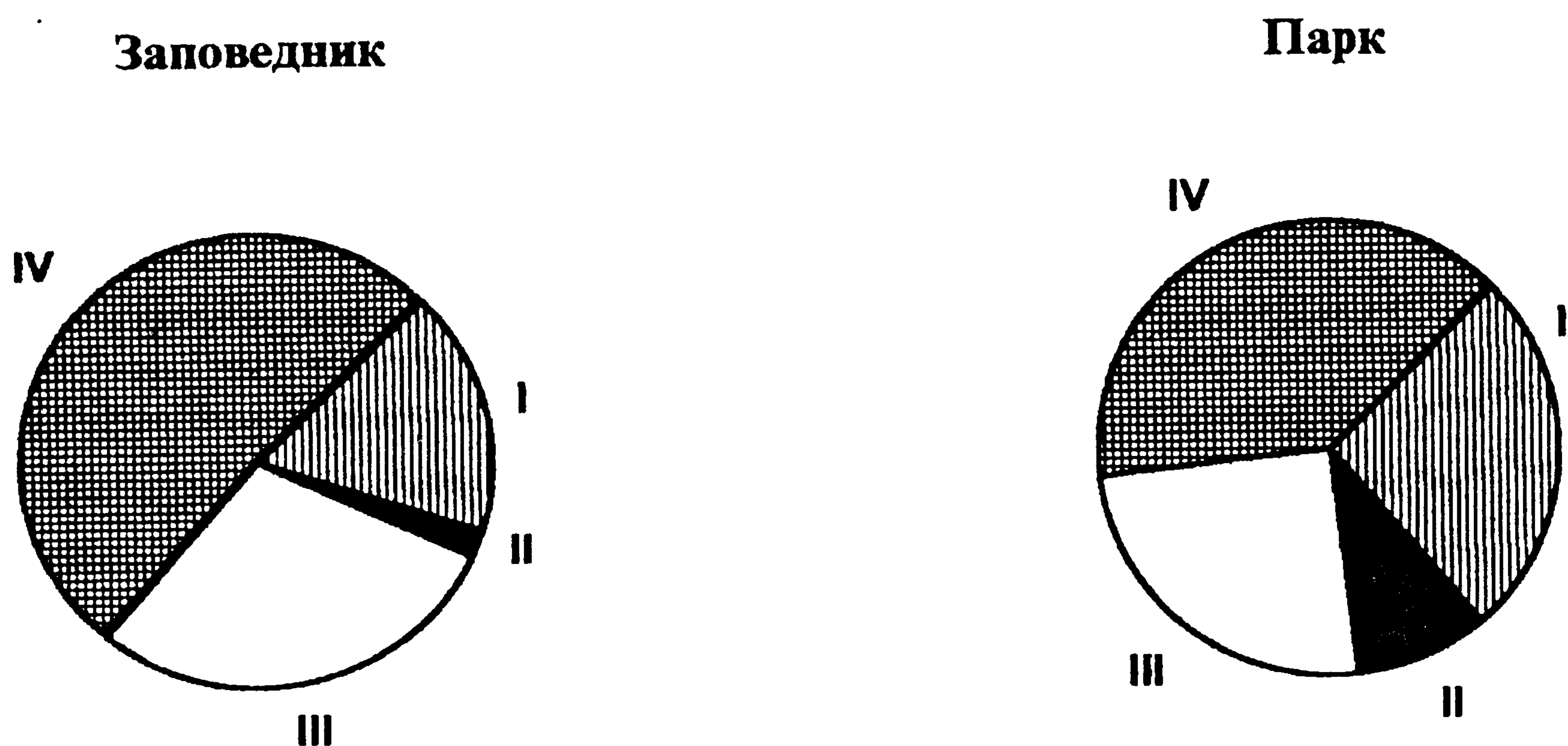


Рис. 26. Соотношение окрасочных морф зяблика в различных местообитаниях. Пояснения см. в тексте

разом, группировка зяблика в колониях рябинника характеризуется повышенной степенью разнообразия морф и иной структурой разнообразия, частоты морф здесь более выравнены. Такое изменение частот может быть следствием высокой успешности размножения и связанного с ней снижения элиминации голубых морф, которые наиболее заметны для хищников в отсутствие насиживающей самки. Только в парке отмечены голубые яйца I и II морф, почти полностью лишенные пятнистости.

Таким образом, индивидуальная изменчивость окраски яиц у птиц представляет собой проявление генетического полиморфизма. По поддержанию динамического равновесия он, видимо, в большинстве случаев относится к гетерозиготному полиморфизму (воробьиные птицы), а у отдельных видов (обыкновенная кукушка) носит явно адаптационный характер. Преимущество гетерозигот остается неясным, возможно, они приспособлены к существованию в более широком диапазоне внешних условий. Непосредственный гибридологический анализ в отношении диких птиц крайне затруднителен, поэтому наследование окраски яиц может быть выявлено лишь косвенными методами. Тем не менее уже сейчас окрасочный полиморфизм яиц можно использовать для изучения генотипической структуры популяций, ее динамики в пространстве и времени под воздействием экологических факторов.

4. 3. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АБСОЛЮТНЫХ ЗНАЧЕНИЙ ПРИЗНАКОВ

Морфологические признаки яйца подвержены географической, хронографической, биотопической, возрастной изменчивости. Помимо этого существует еще целый ряд факторов внутри- и внепопуляционной природы, способных влиять на морфотип яйца. Их обзор дан в известной монографии Р. Мянда (1988). Наша задача состоит в том, чтобы дать характеристику связи между внешними морфологическими признаками яйца и экологическими условиями существования популяции. Тем самым выясняется вопрос об использования яйца птиц в качестве критерия качества местообитания. Для этого необходимо рассмотреть внутрипопуляционную изменчивость яиц во времени (хронографическая изменчивость) и пространстве (биотопическая изменчивость).

4.3.1. Хронографическая изменчивость

Данный тип изменчивости подразделяется на сезонную и

межгодовую (Шварц, 1963; Яблоков, 1966). Их основу образует фенотипическая реакция организмов на динамику абиотических и биотических условий. Изменения значений ооморфологических параметров в течение сезона размножения у различных видов могут иметь все возможные направления (Мянд, 1988). Многообразие реакций определяется множественностью факторов, воздействующих на морфотип яйца: изменение погоды и условий питания, наличие возобновленных и вторых кладок, различная стабильность местообитаний и т. п. Большое значение имеют также сроки размножения видов и их растянутость.

Более отчетливые рамки имеет межгодовая изменчивость, при этом ее анализ должен опираться на многолетние данные, поскольку только они позволяют надежно вскрыть зависимость структурных признаков яйца от каких-либо внешних факторов, имеющих неодинаковое проявление в различные годы. У ряда видов (дрозд-белобровик, грач, черная казарка (*Branta bernicla*), обыкновенная гага (*Somateria mollissima*)) отмечено статистически значимое увеличение размеров яиц в годы, благоприятные по кормовым и погодным условиям (Евдокимов, 1982; Татарникова и др., 1982; Марисова, Кривчук, 1989; Blint, Sedinger, 1992; Robertson, 1995). Ранее В. С. Шкарин (1975) на основании изучения изменчивости величины яиц дрозда-рябинника под влиянием меняющихся по годам кормовых условий предложил использовать данный параметр в качестве индикатора "благополучия гнездования". При этом в худших условиях наблюдалось не только уменьшение величины яиц, но и сокращение числа гнездящихся пар. Аналогичные данные по обыкновенному зимородку (*Alcedo atthis*) приводит Ю. В. Котюков (1991). У этого вида на р. Пра (юго-восток Мещерской низменности) наблюдаются 10—12-летние циклы динамики численности гнездящихся птиц. Средние размеры яиц оказываются наибольшими в годы пика численности зимородков и закономерно уменьшаются с ее падением. Подобный материал собран нами по мухоловке-пеструшке и обыкновенному жулану в Воронежском заповеднике.

В лесном массиве заповедника гнездование обыкновенного жулана приурочено к опушкам, рединам, большим и малым полянам, широким просекам. На двух близко расположенных полянах общей площадью 20 га в течение восьми лет проводили учет гнездящихся пар, наблюдения за ходом размножения, а также измеряли яйца в полных кладках. За период наблюдений размеры и форма яиц оставались весьма стабильными, особенно это

хорошо видно по межгодовой изменчивости объема яйца (табл. 23). В 1990—1994 и 1996—1997 гг. данный параметр в исследуемой популяции фактически не менялся. Однако из этого стабильного ряда выпадает 1995 г., когда средний объем яйца оказался достоверно меньшим ($p < 0,001$), чем во все другие годы. Изменчивости объема соответствует межгодовая изменчивость длины и диаметра яйца, а его форма в 1995 г. оказалась близкой к среднему многолетнему значению.

Таблица 23

Межгодовая изменчивость средних значений ооморфологических признаков у обыкновенного жулана и погодных условий в апреле—мае в Воронежском заповеднике

Год	n	L	D	W	V	t °C	Осадки, мм
1990	126	21,92 ± 0,08	16,51 ± 0,05	3,05 ± 0,02	32,8 ± 0,4	10,4	109
1991	115	21,8 ± 0,09	16,38 ± 0,05	2,98 ± 0,02	33,2 ± 0,7	11,5	103
1992	102	21,94 ± 0,09	16,4 ± 0,05	3,01 ± 0,02	33,8 ± 0,5	9,6	36
1993	117	21,54 ± 0,09	16,51 ± 0,05	3,0 ± 0,02	30,5 ± 0,5	10,3	47
1994	86	21,94 ± 0,11	16,48 ± 0,04	3,04 ± 0,02	33,2 ± 0,6	9,7	121
1995	45	21,33 ± 0,21	16,16 ± 0,07	2,84 ± 0,03	32,2 ± 1,5	12,7	144
1996	97	21,73 ± 0,1	16,31 ± 0,04	2,98 ± 0,02	33,3 ± 0,6	10,8	85
1997	64	21,71 ± 0,11	16,49 ± 0,06	3,02 ± 0,03	31,7 ± 0,6	9,3	122
Среднее		21,74	16,41	2,99	32,6	10,5	95,9

Примечание. n — число яиц; t°C — средняя среднесуточная температура воздуха в апреле—мае.

Итак, у обыкновенного жулана в норме межгодовая изменчивость яиц выражена крайне слабо, но в отдельные годы линейные размеры и объем яиц могут существенно уменьшаться. Это дает возможность, установив особенности необычного года, определить внешние факторы, которые могут воздействовать на исследуемые признаки. Судя по данным табл. 22, на признаки откладываемых птицами яиц может оказывать влияние характер погодных условий в предгнездовой и гнездовой периоды. В 1995 г. средняя среднесуточная температура воздуха и сумма осадков в апреле—мае были наибольшими за все годы наблюдений за биологией размножения жулана. Влияние погоды на морфотип яиц происходит, скорее всего, через изменение кормовых

условий. Трофически обыкновенный жулан тесно связан с беспозвоночными, обитающими в травяном покрове. Эффективность кормодобывания в сильной степени зависит от его высоты и густоты. Разреженный покров сравнительно небольшой высоты повышает возможность обнаружения и доступность пищевых объектов, а густой и высокий — их снижают (Nieuwenhuyse, 1996). Замечено, что жуланы охотно кормятся на участках с нарушенным напочвенным покровом, что происходит, например, при посадках лесных культур (Владышевский, 1980). Обилие осадков и высокие положительные температуры создали благоприятные условия для развития травяного покрова в исследуемом местообитании, что привело к ухудшению его трофического качества для данного вида и тем самым к уменьшению величины откладываемых яиц.

В пользу данного предположения выступает тот факт, что уменьшение величины яиц сопровождалось снижением числа гнездящихся пар на контролируемой территории (рис. 27). Обыкновенному жулану свойственна низкая возвращаемость птиц после зимовки в район своего рождения и предыдущего размножения (Высоцкий, 1991). Следовательно, у данного вида ежегодно происходит перераспределение особей в гнездовом ареале. Птицы останавливаются на гнездовье с большей плотностью в наиболее качественных местообитаниях, а в менее качественных их гнездится меньше. Очевидно, в 1995 г. условия для размножения

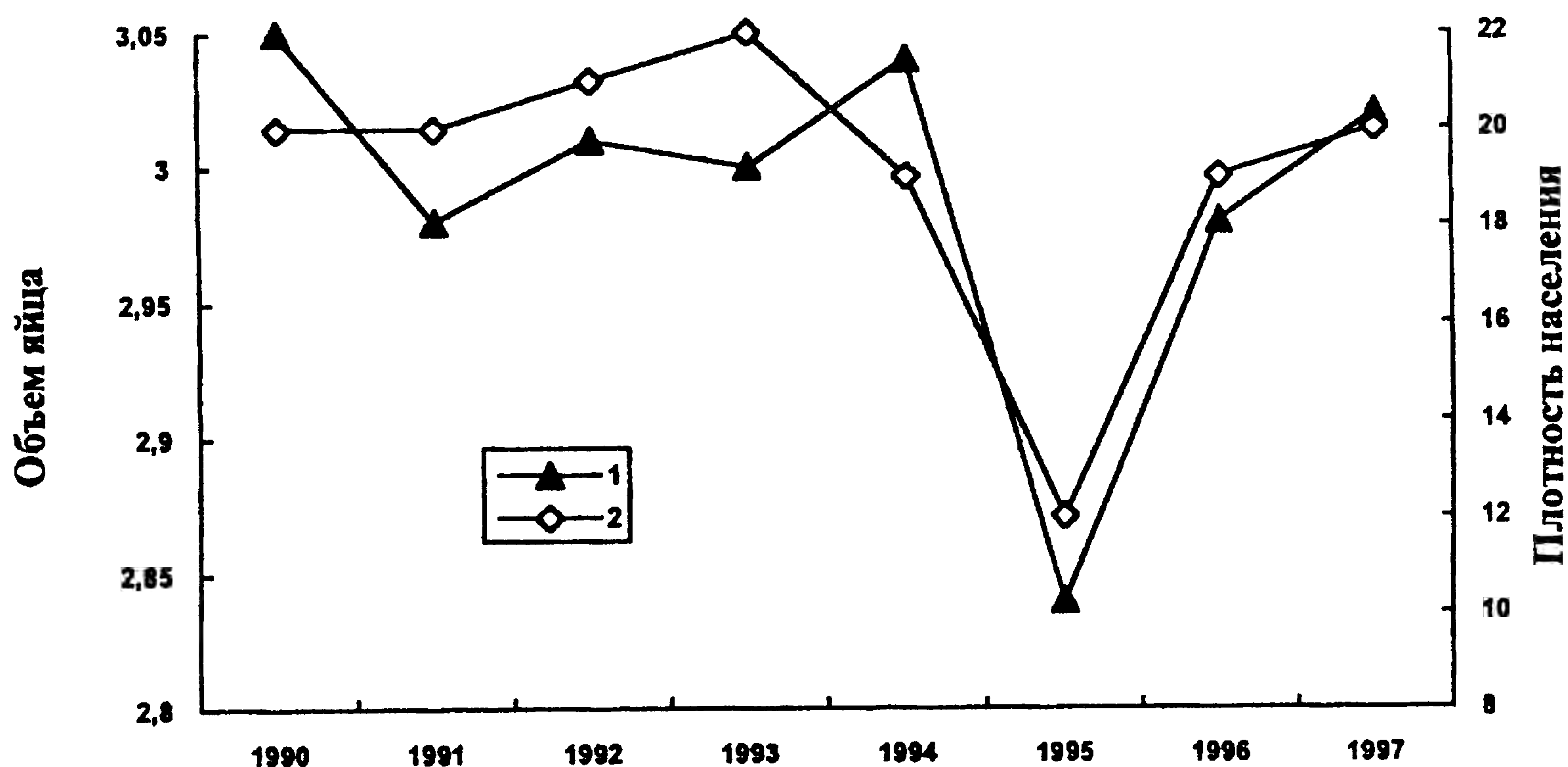


Рис. 27. Взаимосвязь межгодовых изменений среднего объема яйца (см^3) и плотности населения (пар на 20 га) у обыкновенного жулана. *1* — объем; *2* — плотность

на изучаемой территории ухудшились, и здесь загнездилось меньшее число пар, чем обычно. К этому следует добавить, что численность жулана в Воронежском заповеднике на лугах и полянах с сильно развитым травостоем заметно ниже, чем в соответствующих местообитаниях с относительно угнетенным напочвенным покровом.

Материал по мухоловке-пеструшке основывается на данных наблюдений за биологией размножения вида в искусственных гнездовьях. Все годы исследования под контролем находилась одна и та же площадка гнездовий, расположенная в средневозрастной дубраве. Яйца измеряли в полных кладках в начале и середине периода размножения. Результаты свидетельствуют о наличии заметных межгодовых изменений средних значений ооморфологических параметров (табл. 24). Рассмотрим их подробнее на примере объема яйца как наиболее биологически значимом признаке. В 1990—1991 и 1996 гг. средний объем яйца в популяции был сходным и наибольшим, достоверно отличаясь ($p < 0{,}001$) от значений за 1992—1994 гг. При этом между последними из указанных годами различия несущественны. В результате из шести лет наблюдений выделяется трехлетний период с малым объемом яйца, которому предшествовали и за которым следовали годы с высоким значением признака.

Таблица 24

Межгодовая изменчивость средних значений ооморфологических признаков у мухоловки-пеструшки в Воронежском заповеднике

Год	n	L	D	W	V
1990	129	18,12 ± 0,08	13,36 ± 0,03	1,65 ± 0,01	35,7 ± 0,5
1991	223	18,2 ± 0,05	13,4 ± 0,03	1,67 ± 0,01	35,8 ± 0,4
1992	223	17,64 ± 0,05	13,27 ± 0,02	1,58 ± 0,01	33,0 ± 0,4
1993	145	17,82 ± 0,05	13,27 ± 0,03	1,6 ± 0,01	34,3 ± 0,5
1994	143	17,61 ± 0,06	13,23 ± 0,03	1,57 ± 0,01	33,3 ± 0,5
1996	55	18,06 ± 0,07	13,57 ± 0,05	1,7 ± 0,02	33,3 ± 0,7

Как и у обыкновенного жулана, у мухоловки-пеструшки просматривается взаимосвязь динамики объема яйца с плотностью населения, хотя она и не столь ярко выражена. Так, в годы с высоким значением параметра заселенность искусственных гнездовий в среднем составляла 20,4 %, а в годы с низким значением — 15,5 %. Более отчетлива зависимость объема яйца от среднесуточных температур в апреле—мае (рис. 28), при высоких

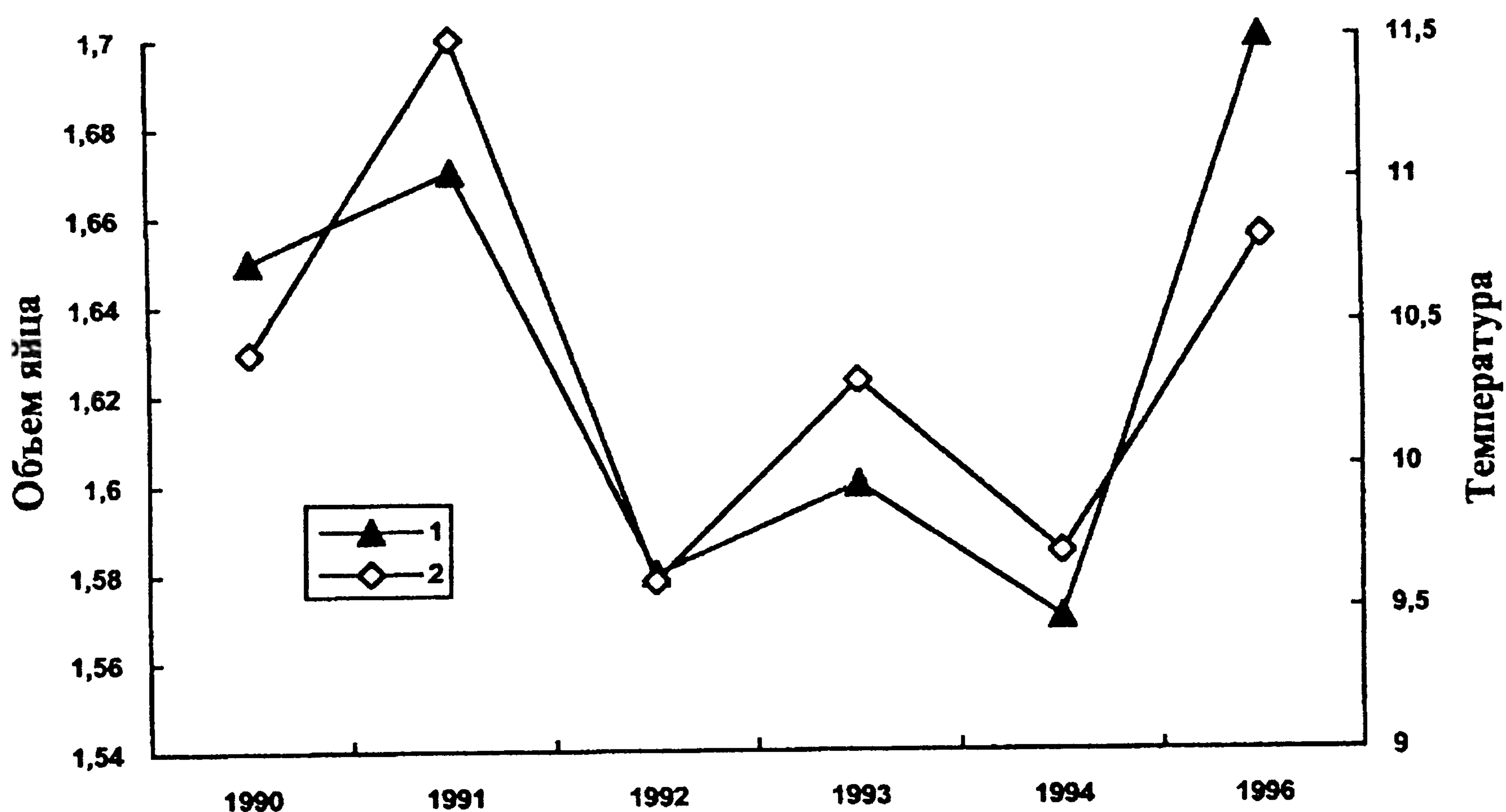


Рис. 28. Зависимость межгодовых изменений среднего объема яйца (см^3) от средней среднесуточной температуры воздуха (t°С) в апреле—мае у мухоловки-пеструшки. *1* — объем; *2* — температура

положительных температурах он увеличивается. Что касается влияния на величину яиц суммы осадков, выпавших весной (см. табл. 23), то его характер зависит от температуры воздуха в данный сезон. Объем яйца возрастает в годы, характеризующиеся сочетанием относительно высоких среднесуточных температур и относительно большего количества осадков. В условиях же обилия осадков и низких температур (1994 г.), равно как и при ситуации, обратной предыдущей (1993 г.), а также при холодной и засушливой весне (1992 г.), объем откладываемых яиц уменьшается.

Влияние погодных условий на величину яйца у мухоловки-пеструшки, так же, как и у предыдущего вида, видимо, происходит через изменение кормовых условий. Основу питания пеструшки в лиственных лесах в гнездовой период составляют личинки чешуекрылых (Иноземцев, 1978). В дубраве, где располагаются искусственные гнездовья, обычна и в отдельные годы многочисленна зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana*). Выход гусениц наблюдается с конца апреля — начала мая, сроки появления и обилие личинок помимо прочих факторов зависят и от характера погоды. Повышенные среднесуточные температуры создают благоприятные условия для роста и развития личи-

нок чешуекрылых и других листогрызущих насекомых (Тропин и др., 1980).

Таким образом, хронографические изменения ооморфологических признаков чаще всего обусловливаются абиотическими и биотическими характеристиками сезона размножения. Направленность изменений признаков у различных видов может быть неодинаковой, что связано с особенностями занимаемой ими экологической ниши.

4.3.2. Биотопическая изменчивость

Если ооморфологические параметры популяции подвержены изменениям во времени в одном и том же местообитании, то еще в большей степени эти изменения свойственны биотопическим группировкам. Причины, их вызывающие, весьма различны, но в большинстве случаев они также опосредуются через изменение условий питания (Мянд, 1988). Известно, что видовой состав и численность беспозвоночных животных в различных типах леса весьма неоднородны. Это оказывает заметное влияние на качество потребляемых кормов как взрослыми птицами, так и птенцами (Иноземцев, 1978). В литературе имеется немало сведений о связи трофического качества биотопа с величиной яиц у тех или иных видов. Так, у дрозда-рябинника размеры яиц достоверно различались в колониях из ивняков и смешанного леса (Евдокимов, 1980). У этого вида обнаружена высокая положительная корреляция между средним весом яйца в колониях и биомассой дождевых червей в местообитании (Otto, 1979). У чибисов, гнездящихся на пашнях с лучшими кормовыми условиями, в сравнении с местами выпаса скота, отмечено значимое возрастание величины яиц (Galbraitch, 1988). Объем яиц черной крачки достоверно изменяется в зависимости от качества местообитания (Мачикунас, Григонис, 1988). Американские лысухи (*Fulica americana*), размножающиеся на озерах с высокой продуктивностью, откладывают более тяжелые яйца, чем самки с низкопродуктивных водоемов (Hill, 1988). Размеры яиц у кряквы положительно коррелируют с качеством кормов в эксперименте на ферме и обеспеченностью кормами в природных условиях, зависящей, в частности, от конкуренции со стороны рыб (Pehrsson, 1991).

Сильное влияние на среду обитания птиц оказывает деятельность человека. Это может быть вырубка леса, нарушение его пространственной структуры, уничтожение напочвенного покро-

ва, гибель растений и животных (объектов питания птиц) вследствие химического или радиационного загрязнения и т. п. Обычно это ухудшает экологическую обстановку для птиц. В то же время некоторые последствия человеческой деятельности благоприятны для тех или иных видов. Прежде всего это находит отражение в улучшении кормовой базы в виде семян сельскохозяйственных культур, пищевых отходов, массовом размножении отдельных видов насекомых в монокультурах или нарушенных естественных фитоценозах. Как следствие нарушений окружающей среды регистрируют различные изменения в биологии птиц, в том числе из морфологических реакций — изменения размеров, величины и формы яиц, толщины скорлупы и интенсивности ее пигментации.

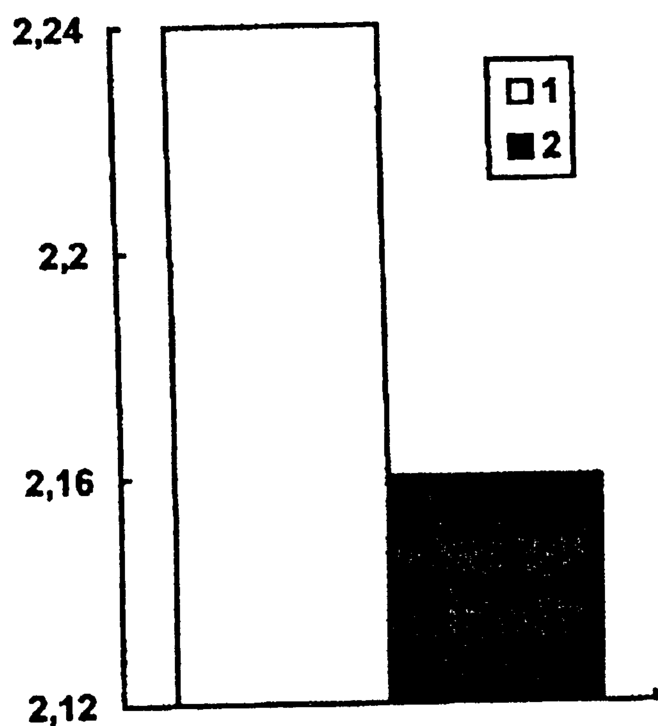
В течение четырех лет мы проводили параллельное изучение биологии размножения птиц в слабоизмененных местообитаниях Воронежского заповедника и в лесопарковой рекреационной зоне г. Воронежа. Стационарный участок в заповеднике представлен коренными типами леса, среди которых преобладает дубрава осоково-снытевая. В первом ярусе — старовозрастный дуб с небольшой примесью ясеня, осины, березы; второй ярус — из клена остролистного, липы, ильма; третий ярус — из клена полевого. В подросте клен остролистный, дуб, ясень, ильм, липа. Подлесок из лещины, бересклета бородавчатого, черемухи. В напочвенном покрове осока волосистая, сныть обыкновенная, звездчатка ланцетовидная, копытень европейский, медуница неясная и другие дубравные растения. Помимо дубрав в участок входят небольшие площади ольшаников в пойме р. Усмань. Коренные типы леса для лесных биогеоценозов являются эталонными участками природы (Рысин, 1982). Следовательно, биологические особенности птиц на данной территории будут характерны для естественных местообитаний и они могут служить своеобразной точкой отсчета при сравнении с таковыми из нарушенных человеком природных сообществ.

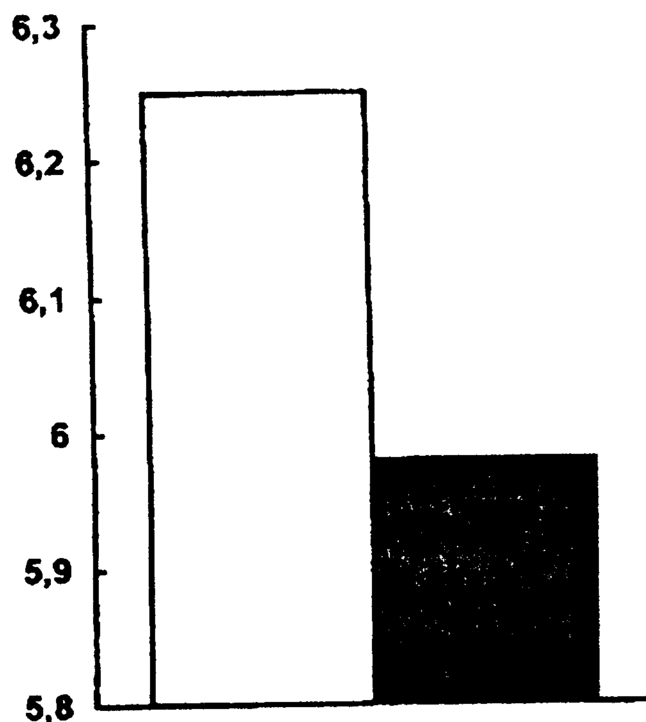
Участок стационарных работ в городской лесопарковой зоне расположен в северной части города на правом берегу р. Воронеж. Он включает в себя южные кварталы Учебно-опытного лесхоза лесотехнической академии, Центральный парк культуры и отдыха, Ботанический сад государственного университета. С лесотипологической точки зрения данный участок является обычной нагорной лесостепной дубравой. В связи с сильной антропогенной нагрузкой лесные биогеоценозы претерпели здесь суще-

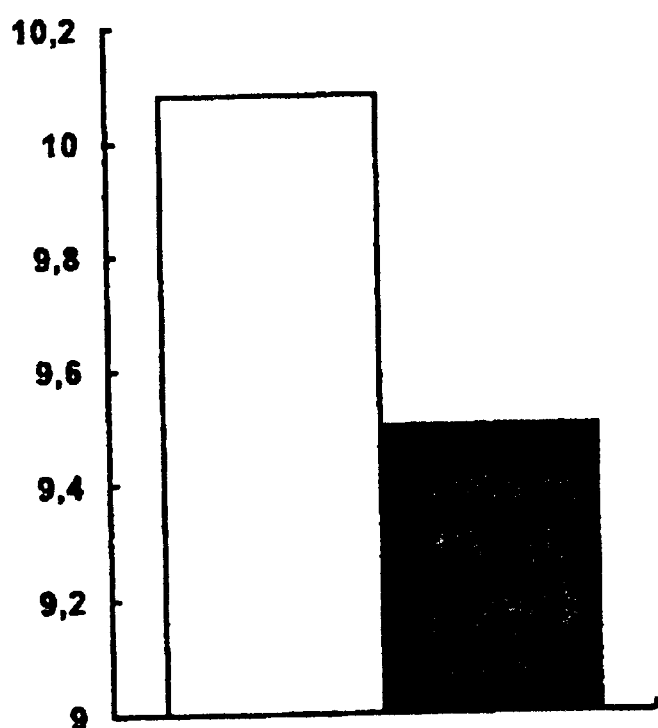
ственные изменения. Дубрава в Ботаническом саду фактически полностью разрушена в результате посадок интродуцентов и других мероприятий. На остальной территории облик дубравы сохранился, хотя насаждения в некоторых местах также разрушены. Степень рекреационной дигрессии леса по пятибалльной шкале (Карпиносова, 1967; Казанская и др., 1977) здесь в основном соответствует IV стадии (формируется своеобразный куртинно-полянный комплекс, в напочвенном покрове преобладают луговые виды, сильно развита дорожно-тропиночная сеть). В исходном состоянии основными типами леса здесь являются сныть-осоковая и осоковая дубравы. Кроме рекреационной нагрузки лесные экосистемы на стационарном участке испытывают на себе еще целый комплекс антропогенных воздействий, присущих урбанизированным территориям. Таким образом, имеющиеся в настоящее время фитоценотические и структурные различия между двумя стационарными участками в основном обусловлены не естественными, а антропогенными причинами.

Сравнение ооморфологических признаков четырех видов из двух обозначенных выше местообитаний дало следующие результаты. Средний объем яйца у зяблика, певчего дрозда и сороки в лесопарке оказался достоверно меньшим ($p < 0{,}001$), а у обыкновенного скворца — бóльшим при таком же уровне значимости (рис. 29). Различия такой же направленности имеются по длине и диаметру яйца, неодинакова и форма яиц в выборках (Венгеров, 1992а). В отдельные годы разница между местообитаниями по тому или иному признаку может быть статистически несущественной, но при ее наличии она всегда соответствует приведенной выше схеме. Это указывает на неслучайность биотопических различий ооморфологических признаков.

Сходные результаты получены в других исследованиях. У большой синицы размеры яиц на урбанизированных территориях значительно меньше, чем в хвойных горных лесах (Hamman und al., 1989). У городской популяции обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus*) отмечено возрастание размеров яиц в сравнении с внегородской популяцией (Picula et al., 1984). О разнонаправленности изменений ооморфологических параметров в урбанизированной среде у различных видов сообщает Б. Д. Куранов с соавторами (1991): при сравнении выборок из городских и пригородных местообитаний оказалось, что у обыкновенного скворца и обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) размеры яиц выше в городе, а у большой синицы и мухоловки-пеструшки — в пригороде. С увеличением уровня загрязнения в ок-







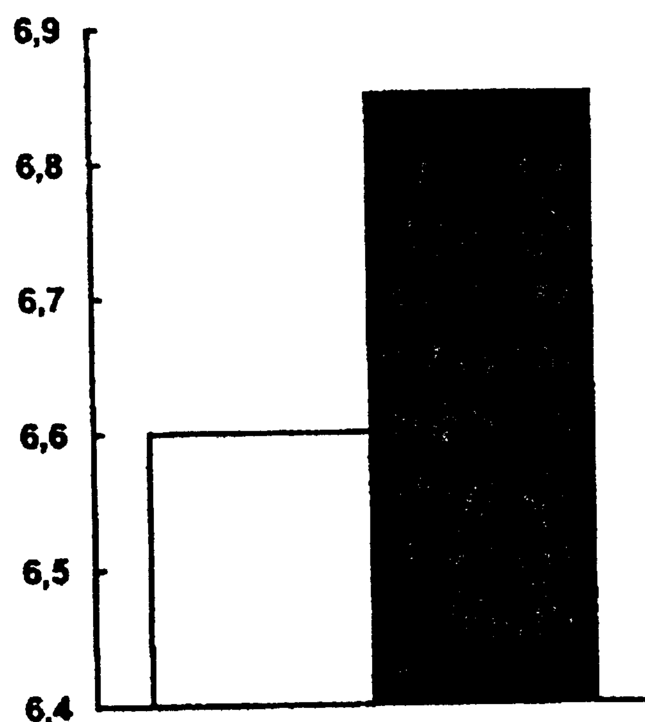


Рис. 29. Средние значения объема яйца у некоторых видов воробьиных в Воронежском заповеднике (*1*) и лесопарковой зоне г. Воронежа (*2*). Суммарные данные за четыре года

рестностях медеплавильного завода мухоловка-пеструшка, синица-московка (*Parus ater*) и большая синица откладывают более мелкие яйца (Бельский, Поленц, 1993; Бельский и др., 1995; Безель и др., 1998). Яйца грача имели в среднем достоверно меньшие длину и диаметр в зоне более высокого радиационного загрязнения (Кусенков, 1993).

В то же время имеются сведения, свидетельствующие об отсутствии различий между выборками из местообитаний, испыты-

вающих неодинаковое антропогенное влияние. В популяции большой синицы не удалось обнаружить разницы в рассматриваемых признаках между городскими и сельскими группировками (Мянд, 1988). Также не обнаружено изменений размеров и величины яйца у мухоловки-пеструшки под воздействием радиационного загрязнения (Габер, Галинская, 1993). Возможно, что в данных случаях воздействующие факторы не достигли своего порогового уровня, после которого их действие начинает сказываться на состоянии организмов.

Разнонаправленность изменений размеров яиц у различных видов в нарушенных местообитаниях свидетельствует, что они по-разному воспринимают одни и те же антропогенные преобразования экосистем. Для одних видов они оказываются благоприятными по изучаемым параметрам, для других нет, что обусловливается степенью соответствия обстановки местообитания экологическим требованиям вида. Так, в исследуемом нами случае только у обыкновенного скворца наблюдается возрастание величины яйца в городском лесу, что может указывать на улучшение для него здесь условий питания. Следует отметить также, что численность скворца в гнездовой период в лесопарке во много раз выше, чем в ненарушенных лесах. Причины, приведшие к повышению численности популяции, назвать нетрудно. Скворец отдает предпочтение биотопам, где лесная растительность чередуется с открытыми участками. Рекреационная дигрессия лесов, приведшая к созданию куртинно-полянного комплекса, наилучшим образом отвечает экологическим требованиям данного вида. Снижение густоты травяного покрова, появление больших открытых участков оптимизируют кормодобывающую деятельность. Среди многих видов воробьиных, кормящихся на поверхности почвы, обыкновенный скворец наиболее положительно реагирует на угнетение травянистой растительности (Владышевский, 1980).

Уменьшение величины яиц в лесопарке у зяблика, певчего дрозда и сороки указывает на ухудшение для них экологических условий по данному показателю. При этом у первых двух видов в лесопарке наблюдается снижение численности и нарушение пространственной структуры поселений (Венгеров, 1990а; 1992б; Венгеров, Лихацкий, 1993). Зяблик здесь образует плотные группировки гнездящихся пар, приуроченные к колониям рябинника (см. параграф 4.2.2). Это может обострять пищевую конкуренцию птиц в период размножения. Певчий дрозд, в сравнении с обыкновенным скворцом, трофически более тесно связан с почвенны-

ми беспозвоночными, численность которых в антропогенных местообитаниях снижается вследствие уплотнения почвы, загрязнения и т. п. Плотность населения сороки в городских лесах многократно превышает таковую в естественных местообитаниях, что обусловливается рядом факторов урбанизированной среды (Венгеров, Свиридов, 1989; Нумеров, Венгеров, 1997). Однако хорошая обеспеченность кормами во внегнездовой период, видимо, не соответствует таковой для этого вида в период размножения.

4. 4. ВНУТРИКЛАДКОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

То, что яйца в пределах одной кладки у птиц изменчивы по своим характеристикам, известно каждому орнитологу. Данную изменчивость можно было бы отнести к проявлениям индивидуальной морфологической изменчивости, однако этому препятствуют важные обстоятельства. Известно, что внутренняя структура яйца формируется под влиянием самки, а не обусловливается факторами, исходящими от самого яйца (Уоддингтон, 1947); это относится и к наружным оболочкам птичьих яиц (Бодемер, 1971). Отсюда следуют два вывода: во-первых, в наблюдаемой внутрикладковой изменчивости определяющую роль выполняют ненаследственные факторы (Тараканов, Подковыров, 1992); во-вторых, яйцо птиц, с точки зрения происхождения его структуры, особью не является (Венгеров, 1991б). Формирование морфологических, биохимических и других признаков яйца происходит только на основе генотипа самки, поэтому яйца одной кладки могут рассматриваться как гомологичные структуры организма. Соответственно изменчивость данных структур не отражает генетические различия индивидов, а служит проявлением одной из форм внутрииндивидуальной изменчивости. Тот факт, что птичьи яйца в полностью сформировавшемся виде находятся уже вне самого организма самки, в данном случае принципиального значения не имеет, так как это не нарушает основных критериев, характеризующих внутрииндивидуальную изменчивость.

Рассматриваемая форма изменчивости может быть проанализирована, как и другие случаи внутрииндивидуальной изменчивости (Захаров, 1987), на трех уровнях. При собственно внутрииндивидуальном подходе оцениваются различия между яйцами внутри кладки; при индивидуальном — разница в уровне внутрикладковой изменчивости между особями. Надындивидуальный уровень — это различия средних значений внутрикладковой изменчивости между разными группами особей, принадлежащих к одному или разным видам.

На собственно внутрииндивидуальном уровне изменчивость яиц достаточно хорошо изучена. Яйца в кладке различаются по многим морфологическим, биохимическим и биофизическим характеристикам, что служит одной из причин фенотипической разнокачественности птенцов (Болотников и др., 1977; Болотников и др., 1978; Болотников и др., 1980; Скрылева, 1984; Болотников и др., 1985). В изменчивости признаков яиц в пределах кладки в зависимости от очередности снесения существуют определенные закономерности и при рассмотрении широкого круга видов (см. обзор: Мянд, 1988) характеризуются видоспецифичностью или специфичностью на уровне семейства. Данная зависимость имеет разнообразный и чаще криволинейный характер. А. И. Шураков (1993) выделяет четыре типа зависимости размеров яиц от очередности снесения у различных видов: первый — закономерность в изменчивости отсутствует; второй — самые крупный яйца откладываются в середине яйцекладки; третий — по мере откладки яиц их размеры уменьшаются; четвертый — по мере откладки яиц их размеры увеличиваются. Однако и обнаруженные закономерности являются статистическими, в одной популяции отдельные самки могут иметь кладки с различным направлением изменчивости. Последнее обстоятельство затрудняет объяснение адаптивного значения направленности внутрикладковой изменчивости яиц.

Тем не менее соответствующие гипотезы существуют и связаны они с ролью направленной изменчивости в регуляции величины выводка (Slagsvold et al., 1984). Использовав в качестве меры внутрикладковой изменчивости процентное отклонение объема последнего по очередности снесения яйца от среднего значения по кладке, указанные авторы проанализировали материал по 67 видам с разных экологических и систематических позиций. В результате были выделены две различающиеся группы видов. Первая из них реализует репродуктивную стратегию “сокращения выводка”, и виды, принадлежащие к ней, имеют уменьшенное последнее яйцо в кладке. При сочетании с асинхронностью вылупления это обстоятельство способствует сокращению выводка при неблагоприятных условиях внешней среды. Вторая группа видов реализует стратегию “сохранения выводка”, последнее яйцо в кладке у них увеличенного размера, что способствует выживанию вылупляющегося из него птенца при асинхронном вылуплении. Птицы с птенцовым типом развития в основном имеют асинхронное вылупление, и именно у них четко просматривается отклонение последнего яйца в кладке в ту или

иную сторону, чего нельзя сказать о выводковых видах. Среди неворобьиных птицы с выводковым типом развития имеют незначительное отклонение последнего яйца в кладке (среднее для 9 видов составляет –0,68), в отличие от птиц с птенцовым типом развития (среднее для 19 видов достигает –3,91). Открытогнездящиеся мелкие воробьиные реализуют стратегию "сохранения выводка", у них последнее яйцо в кладке крупнее среднего размера (среднее отклонение по 17 видам составляет +3,56), тогда как у дуплогнездников последнее яйцо в кладке почти не отличается от среднего значения (среднее отклонение всего –0,05 для 13 видов). Это объясняется тем, что открытогнездящимся воробьиным, в гораздо большей степени страдающим от хищников, чем дуплогнездники, выгодно иметь небольшие кладки с одинаково жизнеспособными птенцами, что дает бóльшую возможность повторного гнездования. Величина кладки у дуплогнездников обычно существенно больше, и для них стратегия "сохранения выводка" не столь важна.

Уникальное для птиц явление в отношении внутрикладковой изменчивости яиц и асинхронности вылупления демонстрируют пингвины рода *Eudyptes*. В отличие от других видов пингвинов у них более крупными размерами обладает второе по порядку откладки яйцо (всего два), причем у некоторых видов разница между яйцами в кладке необычайно велика, первое яйцо по массе составляет всего 44—59 % от второго (Brown, 1988; Lamey, 1992). Самое же удивительное состоит в том, что первым вылупляется птенец не из первого по порядку снесения яйца, а из второго и соответственно у него гораздо больше шансов выжить. Предполагается, что физиологическая причина столь высокой внутрикладковой изменчивости состоит в сильном нарастании скорости образования желтка по мере откладки яиц, которая длится около пяти дней (Williams, 1989, 1990), а нарушение порядка вылупления обусловливается различиями в метаболизме первого и второго яйца (Brown, 1988). Первые яйца часто гибнут еще до откладки второго яйца, поэтому они могут служить своего рода страховкой на случай неудачи с откладкой второго яйца (Williams, 1989). Пример с пингвинами рода *Eudyptes* подчеркивает сложность и многообразие факторов, которые могут влиять на величину и адаптивное значение внутрикладковой изменчивости яиц у птиц.

В связи с этим изучение указанной изменчивости на видовом и внутривидовом уровнях представляет самостоятельный интерес как с учетом, так и без учета направленности изменений зна-

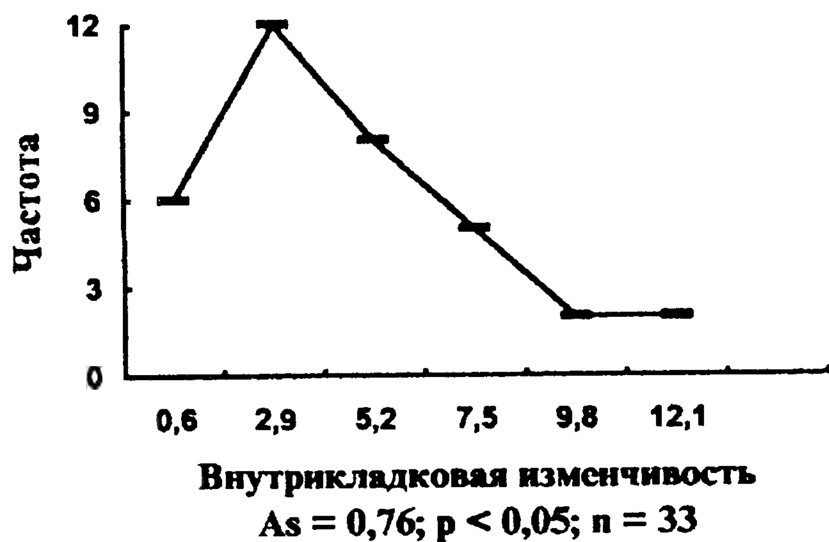
чений параметров по порядку откладки яиц. Количественная оценка уровня внутрикладковой изменчивости отдельной кладки может быть произведена двумя способами. Наиболее простой из них — вычисление относительной разности между наибольшим и наименьшим значениями какого-либо параметра в кладке. Его недостатком является то, что он игнорирует изменчивость других яиц в кладке, которая может иметь весьма различный уровень. Поэтому для вычисления рассматриваемого показателя нами предложена следующая формула (Венгеров, 1991б):

$$S_k = \sum \left[(n_0 - n_j) \cdot 100/n_0\right] / n_k - 1,$$

где S_k — показатель изменчивости какого-либо параметра; n_0 — наибольшее значение параметра в кладке; n_j — значения параметра у других яиц кладки; n_k — величина кладки. Формула позволяет получить относительные значения уровня внутрикладковой изменчивости, которые не зависят от абсолютной величины параметра. Это дает возможность при надындивидуальном подходе сравнивать уровни изменчивости различных видов. Подобные расчеты можно произвести также относительно среднего значения параметра по кладке, а не его наибольшей величины. Однако используемая нами формула дает биологически более информативный показатель, поскольку по такому, например, параметру, как объем яйца, он отражает среднее отклонение именно от наиболее ценного яйца, а не от некоего несуществующего среднего.

Для групповой оценки изучаемой характеристики вычисляется среднее значение индивидуальной изменчивости выборки. Для сравнения средних значений двух выборок используется t-критерий. При выявлении различий в уровне внутрикладковой изменчивости среди внутрипопуляционных группировок предпочтительнее использовать абсолютные значения. Их можно получить путем однофакторного неравномерного дисперсионного анализа (Лакин, 1980). Сравнение групповых внутрикладковых дисперсий производится по F-критерию.

Отдельные самки внутри популяции сильно различаются по уровню внутрикладковой изменчивости. Разница между минимальными и максимальными значениями достигает порядка и выше (например, у сороки по объему яйца min = 1,96, max = = 21,3 %) . Высокая вариабельность рассматриваемого показателя свойственна всем изучаемым видам. Рассмотрим статистичес-





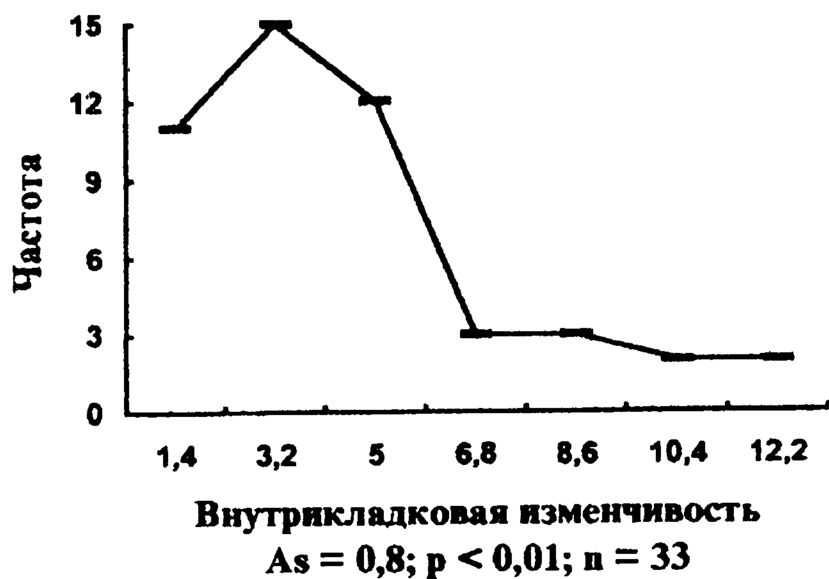








Рис. 30. Статистические распределения внутрикладковой изменчивости объема яйца у некоторых видов птиц. As — показатель асимметрии

11. Заказ 3114





Рис. 30 (о к о н ч а н и е)

кие распределения внутрикладковой изменчивости объема яйца у некоторых из них (рис. 30). Здесь представлены виды неворобьиных и воробьиных с низкой и высокой внутрикладковой изменчивостью яиц по совокупности ооморфологических признаков (табл. 25). Распределению внутрикладковой изменчивости объема яйца у данных видов присуще еще одно свойство — достоверная правосторонняя асимметрия. Большая часть самок во внутривидовой выборке имеет относительно низкую изменчивость яиц, и ее возрастание в целом сопряжено с падением частоты. Так, у черношейной поганки (*Podiceps nigricollis*) и кряквы в первые два класса распределения входят соответственно 54,5 и 71,1 % кладок, а в последние два класса только 6,1 и 7,9 %; у грача и обыкновенного скворца первые два класса суммируют 54,7 и 55,6 % кладок, последние два класса — 2,3 и 3,7 %.

Отклонения от нормального распределения биологических признаков в настоящее время признаются обычным и заслуживающим изучения явлением, поскольку оно зачастую обусловлено важными свойствами исследуемых объектов (Животовский, 1991). Правосторонняя асимметрия хорошо аппроксимируется лог-нормальной функцией, при этом данный тип распределения имеет неоднозначную причинную обусловленность. Он может как изначально быть присущим признаку непосредственно по своей морфофизиологической природе, так и являться результатом трансформации от нормального распределения вследствие какого-либо процесса, характеризующегося логарифмической зависимостью (Koch, 1966; цит. по: Ушаков, 1978)).

Внутрикладковая изменчивость яиц в основном имеет паратипическое происхождение и в целом отражает гомеостатические способности организма самки. В силу разнокачественности гено-

типов самки обладают неодинаковыми возможностями стабилизировать физиологические процессы при формировании яиц. Начальная генетически обусловленная разнокачественность усиливается средовым компонентом, что увеличивает фиксируемое фенотипическое разнообразие. Тем не менее бо́льшая часть самок в популяции имеет сходную низкую изменчивость яиц в кладке, что указывает на ее важную биологическую значимость. Действительно, в кладках с высокой изменчивостью объема яйца из меньших яиц будут вылупляться нежизнеспособные или ослабленные птенцы. Поэтому при достаточно стабильных условиях среды популяция должна быть представлена особями, продуцирующими малоизменчивые по величине яйца в кладках, а разнообразие самок по данному признаку должно иметь случайный характер и нормальный тип распределения.

"Хвосты" же правых частей распределений в таком случае могут формироваться за счет следующих особей. Часть из них имеет генетически обусловленную способность откладывать изменчивые яйца, поскольку это может иметь адаптивное значение при неблагоприятных кормовых условиях: часть птенцов погибает, а оставшиеся, благодаря снижению внутривыводковой конкуренции, выживают и обладают хорошей жизнеспособностью при оставлении гнезда. Следовательно, в популяции всегда будут присутствовать самки, откладывающие изменчивые яйца, поскольку данное свойство при указанных обстоятельствах поддерживается отбором. Однако каждый вид в максимальной степени приспособлен к имеющимся условиям среды, в том числе и к ее нестабильным характеристикам, поэтому доля особей в популяции с относительно высокой изменчивостью величины яиц небольшая. Другая часть особей попадает в правую часть распределения по причинам, связанным преимущественно с негенетическими факторами: это ухудшение физиологического состояния и ослабление гомеостаза с возрастом или болезнью; откладка яиц в ранние и нестабильные по погодным условиям сроки, низкое кормовое качество занимаемого индивидуального участка и т. п.

Таким образом, все сказанное дает основание полагать, что правосторонняя асимметрия в распределении рассматриваемого морфофизиологического признака свойственна ему изначально по своей природе и является популяционной нормой. Изменения в распределении данного признака в популяции следует признавать как нарушение нормы и анализировать его с соответствующих экологических позиций.

Таблица 25

Средние значения (слева от черты) и медиана (справа от черты) относительной внутрикладковой изменчивости у различных видов

Вид	N	L	D	W	V
1	2	3	4	5	6
Podiceps nigricollis	33	3,3 ± 0,3/3,1	2,0 ± 0,2/1,8	5,3 ± 0,5/4,9	11,0 ± 0,8/9,8
Podiceps cristatus	24	3,2 ± 0,3/3,0	1,9 ± 0,2/1,7	5,0 ± 0,6/4,3	10,6 ± 0,9/10,9
Phalacrocorax carbo	23	2,9 ± 0,3/2,4	2,1 ± 0,1/2,2	5,7 ± 0,5/5,7	8,8 ± 0,8/9,3
Ardea cinerea	26	4,2 ± 0,4/3,7	2,4 ± 0,2/2,2	5,8 ± 0,7/4,4	15,3 ± 1,0/15,5
Plegadis falcinellus	24	3,9 ± 0,5/3,3	2,1 ± 0,2/1,7	5,6 ± 0,8/5,1	13,0 ± 1,7/11,4
Anas platyrhynchos	38	4,1 ± 0,3/3,9	3,8 ± 0,4/3,2	9,2 ± 0,8/7,4	15,0 ± 1,0/14,6
Fulica atra	30	4,4 ± 0,3/4,2	3,3 ± 0,4/2,7	8,1 ± 0,5/8,0	15,3 ± 1,0/15,2
Vanellus vanellus	40	3,3 ± 0,2/3,4	2,1 ± 0,2/1,7	4,9 ± 0,4/4,7	13,3 ± 1,1/12,3
Tringa totanus	24	3,1 ± 0,5/3,0	1,9 ± 0,2/1,9	4,9 ± 0,5/4,9	10,7 ± 1,5/8,0
Larus ridibundus	53	3,0 ± 0,3/2,6	2,3 ± 0,2/2,3	5,9 ± 0,4/5,8	10,0 ± 0,8/9,3
Chlidonias niger	48	3,2 ± 0,3/3,2	2,0 ± 0,2/1,9	5,6 ± 0,5/5,1	10,4 ± 0,8/10,0
Chlidonias leucopterus	46	3,6 ± 0,4/3,1	2,1 ± 0,2/1,8	6,1 ± 0,6/5,0	12,7 ± 1,1/11,0
Sterna hirundo	47	3,5 ± 0,3/3,5	2,0 ± 0,2/1,8	5,0 ± 0,4/4,5	15,2 ± 1,1/13,1
Sterna albifrons	55	3,3 ± 0,2/3,1	2,1 ± 0,2/1,9	4,9 ± 0,4/4,4	14,5 ± 0,8/14,1
Columba livia	52	2,6 ± 0,3/2,3	2,3 ± 0,3/1,7	5,0 ± 0,7/3,7	11,4 ± 1,1/9,7

Окончание табл. 25

1	2	3	4	5	6
Alcedo atthis	28	2,9 ± 0,3/2,6	2,8 ± 0,5/2,2	6,9 ± 0,8/6,4	18,8 ± 1,4/16,9
Motacilla alba	71	2,9 ± 0,2/2,7	2,1 ± 0,1/1,9	5,6 ± 0,3/5,1	12,0 ± 0,7/11,0
Lanius collurio	98	3,8 ± 0,2/3,6	2,1 ± 0,1/2,0	5,7 ± 0,3/5,4	14,5 ± 0,7/13,1
Sturnus vulgaris	54	2,9 ± 0,2/2,6	2,4 ± 0,2/2,3	6,0 ± 0,5/5,5	11,6 ± 0,8/11,7
Pica pica	50	5,1 ± 0,3/5,0	3,1 ± 0,2/3,0	8,9 ± 0,5/8,4	16,0 ± 0,9/15,0
Corvus frugilegus	86	5,6 ± 0,4/5,2	3,2 ± 0,2/2,9	9,1 ± 0,6/8,6	16,2 ± 0,9/15,4
Corvus cornix	27	4,4 ± 0,5/4,0	2,9 ± 0,3/2,5	7,2 ± 0,8/6,4	14,8 ± 1,5/14,6
Sylvia nisoria	24	2,9 ± 0,4/2,6	1,9 ± 0,2/1,7	5,7 ± 0,4/5,5	11,0 ± 1,3/8,0
Ficedula hypoleuca	54	2,9 ± 0,2/2,8	2,2 ± 0,1/2,2	5,7 ± 0,3/5,3	12,3 ± 0,7/12,1
Turdus pilaris	40	4,4 ± 0,4/3,5	3,1 ± 0,3/2,6	9,0 ± 0,8/8,2	13,2 ± 1,1/13,1
Turdus merula	40	3,1 ± 0,2/3,1	2,4 ± 0,2/2,2	5,9 ± 0,5/5,4	13,5 ± 1,0/11,6
Turdus iliacus	39	4,2 ± 0,3/4,0	2,5 ± 0,2/2,5	7,1 ± 0,5/6,3	15,7 ± 1,0/15,2
Turdus philomelos	40	3,4 ± 0,2/3,3	2,7 ± 0,2/2,5	6,8 ± 0,6/6,6	14,5 ± 1,0/13,3
Parus major	68	3,3 ± 0,2/3,3	2,4 ± 0,2/2,1	6,2 ± 0,3/5,9	16,2 ± 0,8/15,0
Passer montanus	21	3,2 ± 0,4/2,9	2,8 ± 0,4/2,3	6,6 ± 0,9/5,5	14,6 ± 1,8/13,2
Fringilla coelebs	49	2,8 ± 0,2/2,5	2,6 ± 0,2/2,5	6,0 ± 0,4/5,4	14,7 ± 0,9/13,2

Асимметрия в распределении признаков искажает их статистические выборочные характеристики. Поэтому в табл. 25 наряду со средними значениями признаков приведены и значения медианы, которые являются более устойчивыми к нарушению нормального распределения (Животовский, 1991). Рассмотрим размещение видов в координатах медиан относительной внутрикладковой изменчивости по объему и форме яйца (рис. 31).

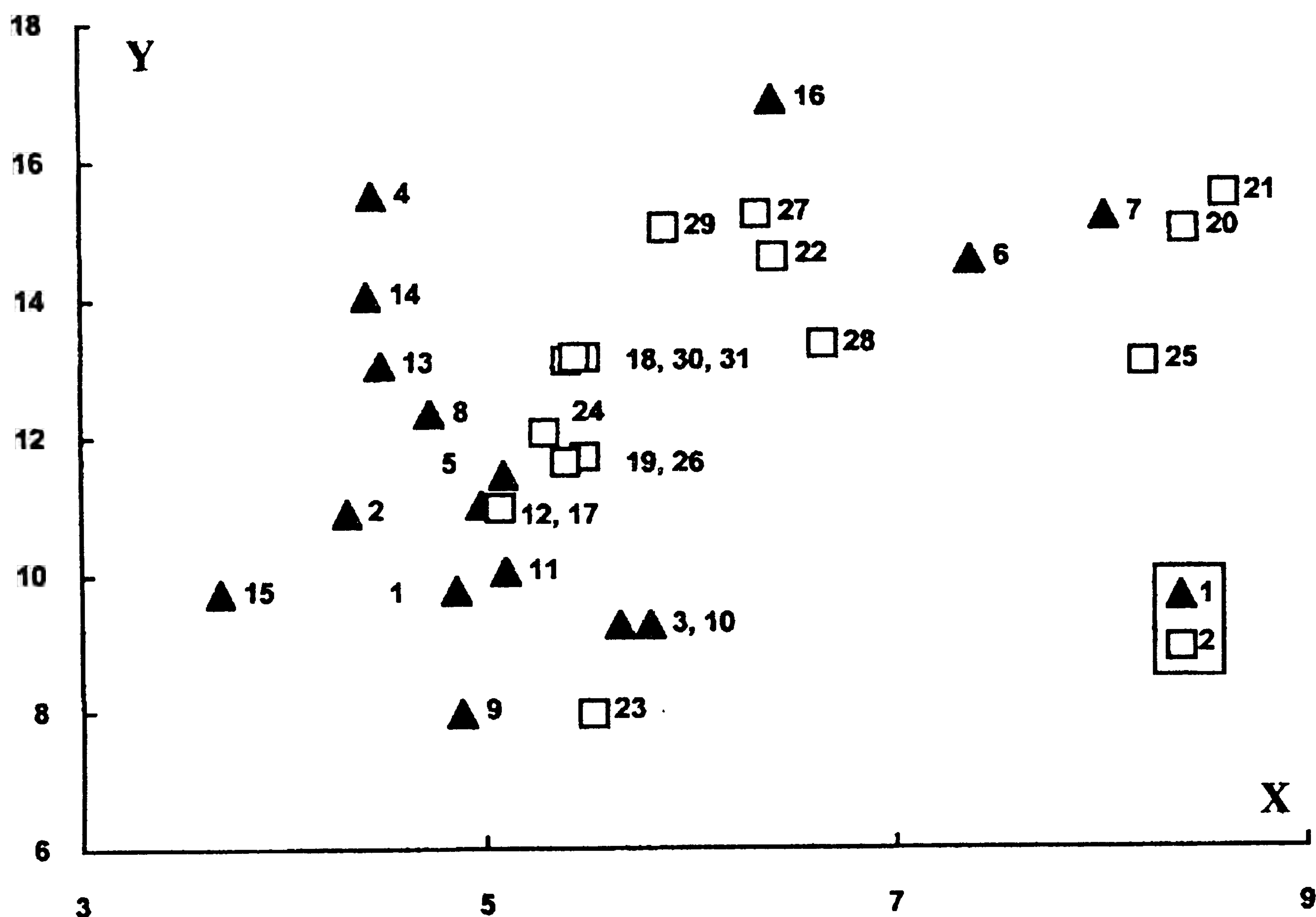


Рис. 31. Распределение видов в координатах медианных значений внутрикладковой изменчивости объема (ось X) и индекса удлиненности (ось Y) яйца. *1* — неворобьиные, *2* — воробьинообразные. Виды: *1* — черношейная поганка; *2* — большая поганка; *3* — большой баклан; *4* — серая цапля; *5* — каравайка; *6* — кряква; *7* — лысуха; *8* — чибис; *9* — травник; *10* — озерная чайка; *11* — черная крачка; *12* — белокрылая крачка; *13* — речная крачка; *14* — малая крачка; *15* — сизый голубь; *16* — обыкновенный зимородок; *17* — белая трясогузка; *18* — обыкновенный жулан; *19* — обыкновенный скворец; *20* — сорока; *21* — грач; *22* — серая ворона; *23* — ястребиная славка; *24* — мухоловка-пеструшка; *25* — рябинник; *26* — черный дрозд; *27* — белобровик; *28* — певчий дрозд; *29* — большая синица; *30* — полевой воробей; *31* — зяблик

Как видно из рис. 31, наибольшая внутрикладковая изменчивость яиц характерна для двух представителей семейства врановых — грача и сороки. Третий из изучаемых видов данного се-

мейства — серая ворона, также имеет сравнительно высокую изменчивость. Из других воробьиных в правой верхней части распределения находятся почти все виды дроздов (рябинник, белобровик, певчий дрозд), исключением является лишь черный дрозд, имеющий сравнительно небольшую величину рассматриваемого показателя. Наименьшая внутрикладковая изменчивость среди воробьиных свойственна ястребиной славке и белой трясогузке. У неворобьиных изменчивость яиц внутри кладки в целом ниже. Достаточно высока она, занимая промежуточное положение между дроздами и врановыми, только у кряквы, лысухи (*Fulica atra*) и обыкновенного зимородка. У других видов изменчивость среднего уровня или низкая, особенно по объему яйца. Наименьшие значения имеют сизый голубь, травник и два вида поганок.

Сравнение распределений видов по величине межкладковой (см. параграф 4.2.1) и внутрикладковой изменчивости яиц обнаруживает следующие особенности. У воробьиных данные проявления изменчивости нередко взаимосвязаны; так, в обоих случаях наибольшей изменчивостью отличаются врановые и дрозды. У неворобьиных такой взаимосвязи часто не наблюдается. Например, по величине межкладковой изменчивости объема яйца здесь лидировали серая цапля, кряква, большой баклан и травник, а по величине внутрикладковой изменчивости, как уже отмечалось, только кряква и лысуха, для которой была характерна сравнительно невысокая межкладковая изменчивость. Серая цапля же, в отличие от предыдущего положения, имеет низкий уровень внутрикладковой изменчивости объема яйца и высокий — индекса удлиненности, а большой баклан — низкий по обоим признакам. В то же время представители семейства чайковых и поганки всегда отличаются невысокой изменчивостью яиц.

На величину внутрикладковой изменчивости яиц влияет множество факторов, поэтому выяснение ее адаптивной значимости у видов, сильно различающихся систематически и по целому ряду неучитываемых экологических характеристик, затруднительно. В той или иной мере изменчивость может зависеть от стабильности условий размножения, энергетической ценности яиц, физиологической зрелости птенцов в момент вылупления, величины кладки, возрастной структуры популяции и т. д. Не исключено также, что у одних видов внутрикладковая изменчивость определяется чисто случайными причинами и не несет адаптивного

смысла, а у других — она важна для нормального размножения. В связи с этим мы остановимся лишь на воробьиных птицах, которые сходны биологически (энергетическая ценность яиц, птенцовый тип постэмбрионального развития) и весьма разнородны экологически.

Исходным положением при выяснении адаптивного значения внутрикладковой изменчивости величины яйца является ее роль в регуляции величины выводка. Как показано в многочисленных работах, у многих видов птиц, в том числе воробьиных, ранговое положение яиц в кладке по их величине оказывает влияние на смертность птенцов, особенно в первые дни после вылупления (Болотников и др., 1978; Скрылева, 1984; Болотников и др., 1985; Greig-Smith et al., 1988; Veiga, 1990, и др.). Регуляция подобным образом величины выводка имеет наибольшее значение у видов, размножающихся при нестабильных в кормовом отношении условиях. Отсюда следует, что наибольшая внутрикладковая изменчивость яиц врановых, прежде всего грача и сороки, не является случайной. Для них характерно раннее размножение, и в момент появления птенцов в гнездах погодные условия и связанная с ними обеспеченность кормами весьма нестабильны. Кроме того, для врановых свойствен тренд уменьшения величины яйца в кладке по порядку снесения, т.е. данные виды реализуют репродуктивную стратегию "сокращения выводка". Примечательно, что в классических работах А. М. Болотникова и его сотрудников по изучению влияния внутрикладковой изменчивости яиц на смертность птенцов в качестве модельного вида первоначально был использован именно грач. У видов, приступающих к размножению сравнительно поздно, внутрикладковая изменчивость величины яйца и соответственно зависимая от нее смертность птенцов снижаются. В рассматриваемой закономерности, конечно, могут быть те или иные отклонения, обусловливаемые разнообразием экологических ниш видов, в первую очередь их трофической составляющей.

Считается, что одним из наиболее сильных факторов, регулирующих величину выводка у птиц, служит асинхронность вылупления (Лэк, 1957; Зыкова, Панов, 1988; Самусенко, Самусенко, 1990; Stokland, Amundsen, 1988; Sutherland, 1989; Magrath, 1990; Stouffer, Power, 1990; Amundsen, Slagsvold, 1991; Friedl, 1993 и др.). Она возникает вследствие того, что птицы приступают к насиживанию до откладки последнего яйца. Птенцы, вылу-

пившиеся последними, отстают в росте и при недостатке кормов погибают первыми. Внутрикладковая изменчивость будет усиливать элиминирующий эффект асинхронности вылупления в том случае, если величина яйца в кладке уменьшается по порядку снесения. При обратной ситуации данная изменчивость в определенной степени будет уменьшать различия в величине птенцов, обусловленные неодновременностью вылупления.

Наряду с межвидовыми описаны и внутривидовые различия внутрикладковой изменчивости яиц. Связаны они преимущественно с неодинаковым действием факторов внешней среды в пространственных и временных группировках. При ухудшении условий размножения (низкие температуры, недостаток кормов) изменчивость яиц в пределах кладки часто повышается. Видимо, впервые это явление было описано у грача и сизой чайки (*Larus canus*) (Болотников и др., 1985): в годы с неблагоприятными абиотическими условиями абсолютная разница в суммарном объеме первых и последних яиц в кладках была существенно большей, чем в годы с хорошей погодой в период откладки яиц. Подобная зависимость обнаружена также у обыкновенной гаги (Robertson, 1995) и мухоловки-пеструшки (Järvinen, Ylimaunu, 1986), причем у последнего вида особенно заметное увеличение изменчивости наблюдалось при сильном понижении температуры воздуха за один-три дня до откладки яиц. При хорошей обеспеченности кормами, регулируемой как естественными факторами, так и искусственно в эксперименте, наблюдали снижение внутрикладковой изменчивости размеров и массы яиц у американской лысухи, сизой чайки и лазоревки (*Parus caeruleus*) (Horsfall, 1984; Arnold, 1991; Nilsson, Svensson, 1993; Kilpi, 1995). В начале 80-х гг. нынешнего столетия в промышленных районах ФРГ у ряда видов птиц-дуплогнездников отмечено значительное увеличение числа кладок, содержащих сильно отклоняющиеся по размерам, форме и окраске яйца (Henze, 1985). Предполагается, что это вызвано загрязнением атмосферы вредными химическими веществами.

Мы провели сравнение внутрикладковых дисперсий линейных размеров, объема и формы яйца у пространственных группировок четырех видов птиц, обитающих на заповедной и урбанизированной территориях (описание местообитаний см. параграф 4.3.2). По суммарным значениям за четыре года наблюдений у обыкновенного скворца внутрикладковая дисперсия ока-

Таблица 26

Внутрикладковая дисперсия ооморфологических признаков птиц в естественных (над чертой) и урбанизированных (под чертой) местообитаниях

Вид	k	L	D	W	V
Sturnus vulgaris	139 / 215	0,34 ** / 0,55	0,13 * / 0,17	0,09 * / 0,12	8,48 ** / 12,79
Pica pica	120 / 251	1,21 / 1,32	0,22 / 0,28	0,35 / 0,36	18,84 / 24,4
Turdus philomelos	283 / 236	0,62 / 0,64	0,17 ** / 0,24	0,13 / 0,15	12,51 / 15,86
Fringilla coelebs	217 / 230	0,21 / 0,23	0,10 / 0,10	0,014 / 0,015	12,22 / 12,66

Примечание. k — число степеней свободы; *, ** — различия достоверны соответственно при р < 0,05; 0,01.

залась достоверно выше в городской лесопарковой зоне по всем четырем изучаемым ооморфологическим признакам (табл. 26). У певчего дрозда аналогичные различия имеются по диаметру яйца, а у зяблика и сороки они по суммарным данным статистически незначимы. В отдельные годы у всех исследуемых видов внутрикладковая изменчивость тех или иных признаков на урбанизированной территории также была достоверно выше, причем не отмечено ни одного случая обратного направления в изменениях показателя. Это свидетельствует о наличии достаточно сильного отрицательного фактора внешней среды, воздействующего на организмы самок и обусловленного антропогенными преобразованиями местообитаний.

Крайним случаем внутрикладковой изменчивости являются карликовые яйца, которые изредка встречаются в кладках практически у всех видов птиц (Martini, 1978; Eikamp, 1984; Kummer, 1986). На 10 тыс. яиц у воробьиных отмечено 16, у неворобьиных — 35 карликовых (Crick, 1995). У неворобьиных их объем обычно составляет около 30 % от нормальных, у воробьиных — 38 %. Чаще такие яйца не содержат желтка, но имеют жизнеспособный зародыш. Их форма и окраска могут как соответствовать нормальным яйцам, так и заметно различаться.

Изложенный материал свидетельствует о множественности

факторов, которые могут обусловливать направленность и величину внутрикладковой изменчивости яиц. Следует признать установленным, что определенные значения данных показателей обладают специфичностью на уровне не только систематических, но и экологических групп видов. Рассматривая возможные физиологические причины, обусловливающие внутрикладковую изменчивость яиц на видовом и внутривидовом уровнях, организм самки можно уподобить "фабрике" по производству яиц с заданной точностью по их величине, форме и другим параметрам (Венгеров, 1991б). Отклонения от некоего "стандарта" могут вызываться нехваткой "сырья", т.е. необходимых веществ, накапливаемых организмом из принимаемой пищи, или же нарушениями "технологии", т.е. продолжительности, стабильности и последовательности физиологических и других реакций, осуществляемых организмом в процессе формирования яйца. Возможно также одновременное действие названных факторов. Очевидно, что четко выраженная направленность изменчивости яиц по порядку снесения, свойственная тем или иным видам, имеет своей причиной "технологическую" составляющую. Пример тому — пингвины рода *Eudyptes*, у которых различия яиц вызваны непостоянной скоростью образования желтка во время яйцекладки. Однако изменчивость яиц в таких случаях не может классифицироваться как нарушение "технологии", скорее это ее внутренне детерминированная характеристика. Нарушениями же можно считать факты отклонения в направленности или нормальной для данного вида величине изменчивости, вызываемые неблагоприятными факторами внешней и внутренней среды.

Приведенные выше примеры внутривидовой динамики величины внутрикладковой изменчивости под воздействием температурных, трофических и иных факторов прямо или опосредованно связаны с нехваткой "сырья", а если это происходит в загрязненной вредными веществами среде, то, видимо, и с нарушениями "технологии" формирования яиц. Тем самым рассматриваемый показатель может отражать качество местообитаний для птиц в их временнóм и пространственном аспектах.

Внутрикладковая изменчивость свойственна и таким внешним характеристикам яйца, как окраска и рисунок скорлупы, хотя сильные отклонения встречаются нечасто. В норме самки большинства видов откладывают яйца, очень сходные по окраске, а изменчивость последней, так же, как размеров и формы,

обусловливается в основном межкладковым компонентом. Однако у некоторых птиц в одной кладке регулярно встречаются яйца, сильно различающиеся по окраске, например, у среднего поморника (*Stercorarius pomarinus*), поручейника (*Tringa stagnatilis*), перепелятника и других видов куликов и хищных птиц (Дементьев, 1940). Удовлетворительного объяснения такой повышенной изменчивости, видимо, пока не найдено.

У домового и полевого воробьев практически во всех кладках отмечаются одно или несколько яиц, окрашенных светлее, или одно яйцо, совсем белое (Mackrodt, 1967—1968; Briesemeister, Clausing, 1987). Широко известно снижение интенсивности окраски яиц по порядку их откладки у некоторых врановых и чайковых. Неоднородность рисунка в пределах одной кладки также встречается довольно часто. Одним из самых заметных ее проявлений является инверсия рисунка, когда наиболее интенсивная пигментация скорлупы смещена в клоакальную зону, что происходит в результате поворота яйца в "матке" на 180°. Подобные и другие отклонения в рисунке у некоторых видов чаек наблюдаются, как правило, у третьего яйца, что может быть использовано для определения очередности их снесения (Мянд, 1982, 1988).

В Воронежском заповеднике нами изучены внутрикладковые отклонения рисунка яйца у обыкновенного жулана. У данного вида пятна на поверхности скорлупы почти всегда образуют венчик, расположенный в инфундибулярной зоне или же по центру яйца. В качестве отклонений регистрировали все случаи смещения наиболее интенсивной пигментации (венчика) в клоакальную зону, т.е. инверсию рисунка. Из 133 кладок только 12 (9,0 %) содержали яйца с указанным смещением рисунка, при этом в одной кладке (8,3 %) такими были все яйца, также по одной кладке содержали три и четыре инверсионных яйца из пяти и шести, в двух кладках (16,7 %) было по два яйца с отклонением из шести и, наконец, семь кладок (58,3 %) содержали одно яйцо с инверсией из пяти-семи находящихся в гнезде. Внутрикладковая изменчивость окраски и рисунка аналогична описанной выше для других параметров и вызывается, видимо, теми же причинами. Так, более бледная окраска последних яиц в кладке, очевидно, связана с недостатком пигмента ("сырья"), а инверсия рисунка есть не что иное, как одно из нарушений "технологии".

Таким образом, существует множество причин, обусловливающих уровень и направленность внутрикладковой изменчивос-

ти, причем эта обусловленность может по-разному проявляться у различных систематических и экологических групп видов. Адаптивное значение феномена в первую очередь определяется его влиянием на выживаемость птенцов в выводке. Являясь одной из форм внутрииндивидуальной изменчивости, внутрикладковая изменчивость яиц заслуживает подробного изучения на организменном и популяционно-видовом уровнях, прежде всего потому, что это единственный случай, когда внутрииндивидуальная изменчивость непосредственно связана с продуктивностью размножения.

4. 5. КОРРЕЛЯЦИИ ООМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Для анализа изменчивости корреляций, видимо, наибольший интерес представляют исходные линейные характеристики яйца. Индексы формы являются производными от них, поэтому корреляция между линейными признаками и индексами, а также объемом яйца, зачастую имеет больше математическое происхождение. В настоящем случае мы касаемся только количественных признаков, оставляя в стороне признаки окраски яйца, которые могут коррелировать с размерами и формой (Мянд, 1988). Вариабельность внешних параметров яиц невелика, но она существует как внутри кладки, так и между ними, что создает возможности для изучения явления корреляции в различных аспектах.

4.5.1. Корреляция внутрикладковая, межкладковая и общая

Как уже отмечалось, изменчивость птичьих яиц может быть рассмотрена на внутрииндивидуальном и индивидуальном уровнях. Первый случай выявляет различия яиц внутри кладки, а второй — различия между кладками. В соответствии с этим могут быть вычислены внутрикладковая корреляция признаков яиц и межкладковая корреляция. В последнем варианте в качестве исходных данных берутся средние значения признака по каждой кладке в выборке. Кроме того, при анализе сопряженной изменчивости яиц без учета принадлежности их к определенным кладкам получаем корреляцию для совокупной выборки яиц; назовем ее общей.

Сравнение средней внутрикладковой, межкладковой и общей корреляции длины и диаметра яйца у некоторых видов (табл. 27) показывает, что они могут почти или полностью совпадать (*Fulica atra, Lanius collurio, Parus major*), или межкладковая и

общая корреляции быть выше. При неравенстве значений общая корреляция, так же, как и общая изменчивость морфологических признаков яйца, в большей степени соответствует межкладковой, чем внутрикладковой. Это является следствием существенно более высокой доли индивидуального (межкладкового компонента) в общей изменчивости ооморфологических параметров (см. параграф 4.1). Поэтому, если не требует специфика работы, при определении корреляции в индивидуальной изменчивости достаточно ограничиваться вычислением ее общего значения, т.е. использовать при расчетах совокупную выборку яиц. Это упрощает расчеты и облегчает формирование необходимой величины выборки.

Таблица 27

Внутрикладковая, межкладковая и общая корреляции длины и диаметра яйца у некоторых видов (r Спирмена)

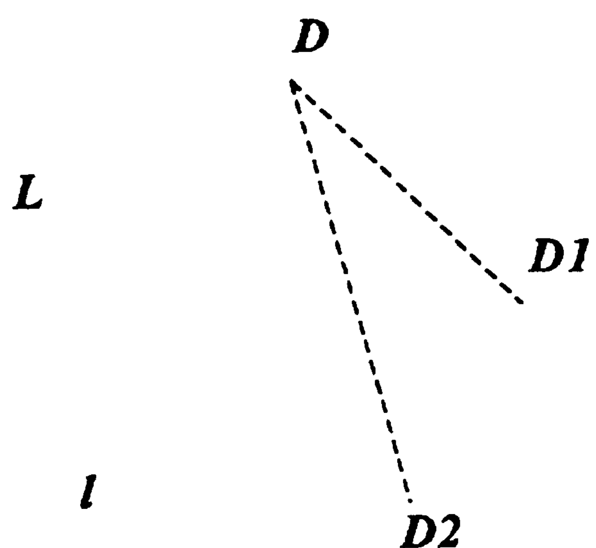
Вид	n/N	Средняя внутрикладковая	Межкладковая	Общая
Anas platyrhynchos	325/38	0,23	0,67	0,56
Fulica atra	248/30	0,22	0,25	0,27
Alcedo atthis	182/28	0,21	0,51	0,43
Junx torquilla	161/17	0,19	-0,08	0,06
Lanius collurio	420/72	0,28	0,28	0,29
Pica pica	424/63	0,30	0,52	0,44
Ficedula hypoleuca	863/126	0,2	0,37	0,33
Parus major	473/48	0,21	0,16	0,18

Примечание. n — число яиц; N — число кладок.

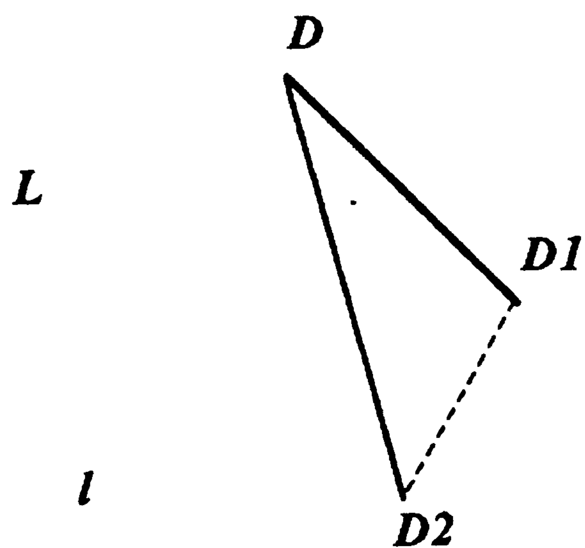
4.5.2. Структура и уровень взаимосвязей признаков у различных видов

Рассмотрим структуру и уровень корреляций ооморфологических признаков на корреляционных кольцах, построенных для десяти видов птиц отряда воробьинообразных при уровне сечения от 0,5 и выше (рис. 32). Хорошо видно большое сходство колец по исследуемым показателям. У всех видов наиболее сильная взаимосвязь наблюдается между наибольшим диаметром яйца (D) и диаметрами оснований полярных зон (D_1 и D_2), при

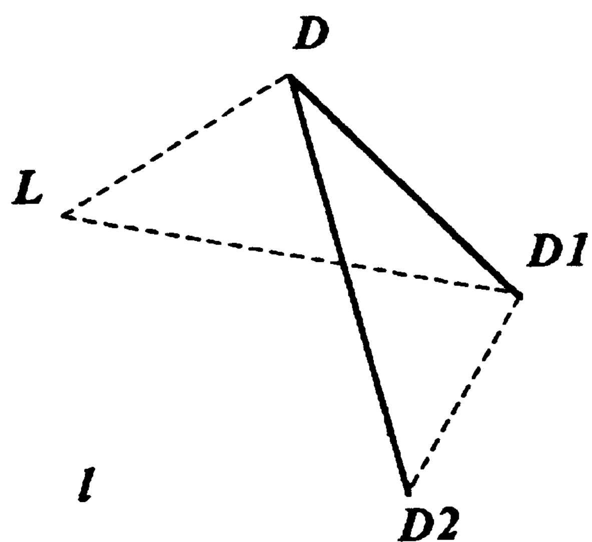
Обыкновенный жулан



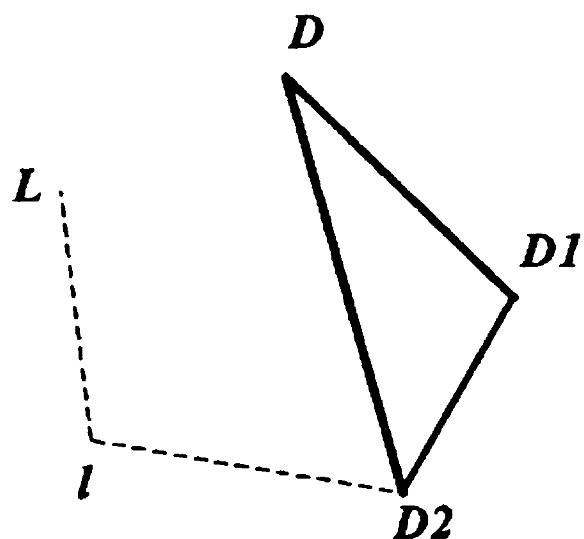
Обыкновенный скворец



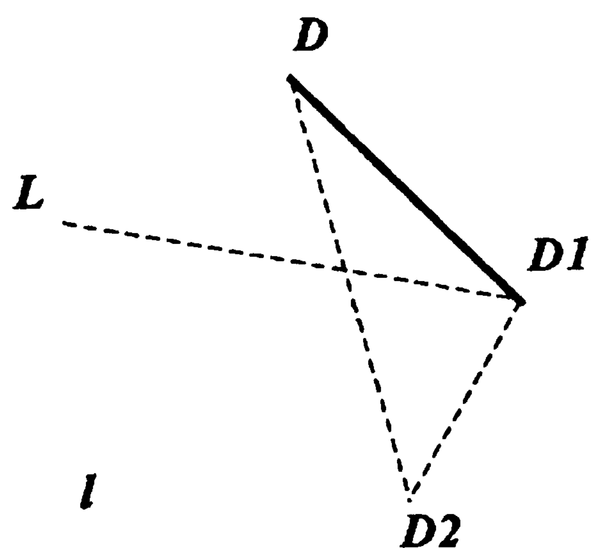
Сорока



Серая ворона



Черный дрозд



Белобровик

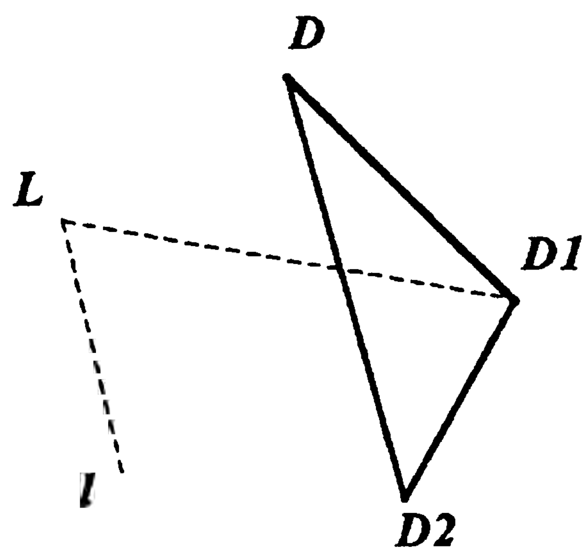
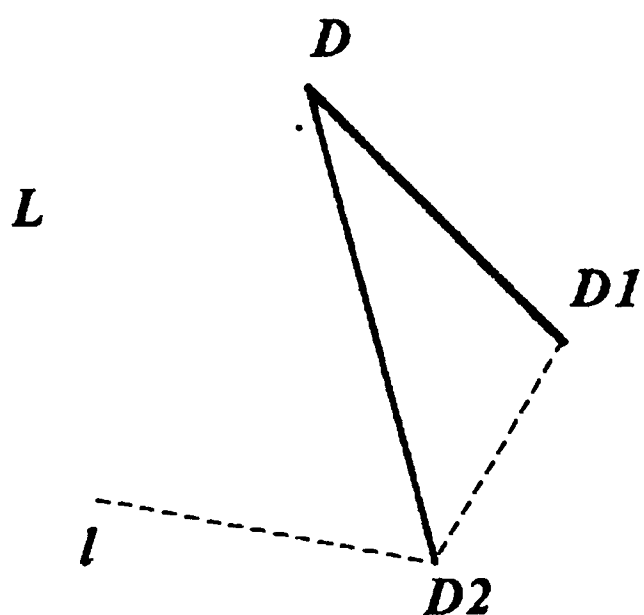
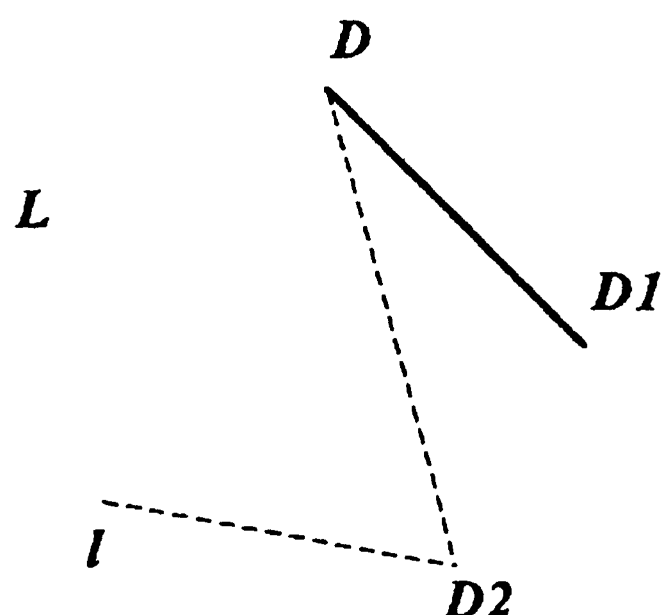
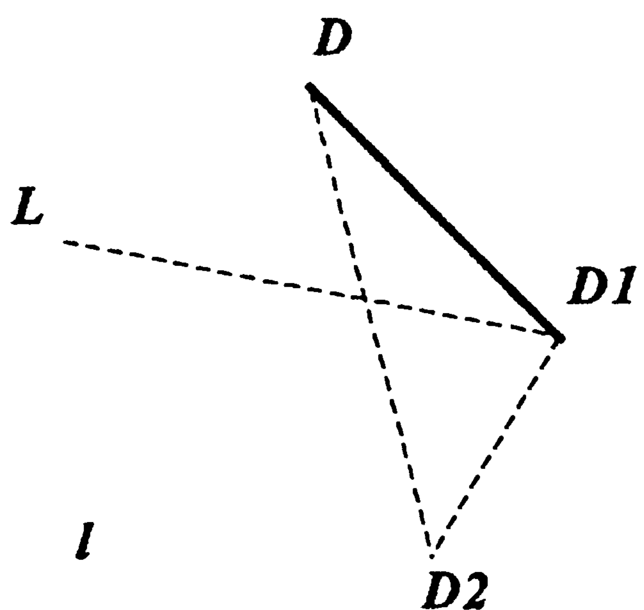


Рис. 32. Корреляционные плеяды ооморфологических признаков у различных видов.

- - - - - — r ≥ 0,5; ——— — r ≥ 0,7; ——— — r ≥ 0,8







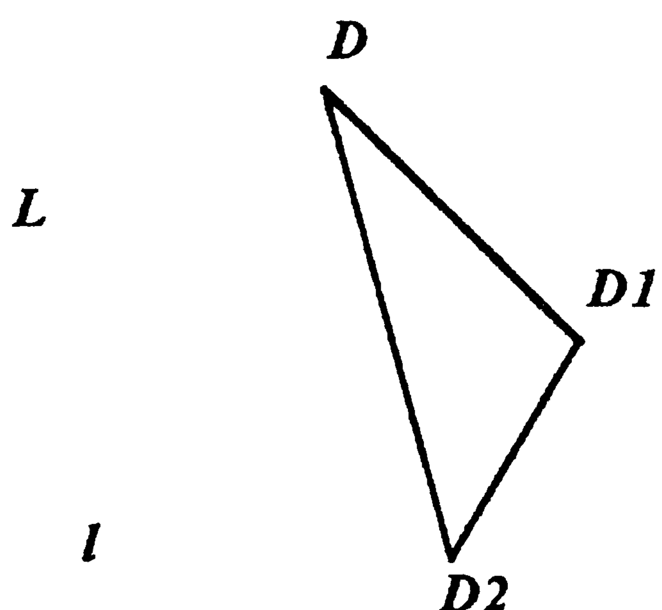


Рис. 32. (окончание)

этом между двумя последними признаками она выражена заметно слабее (методику промеров см. параграф 2.2). Эти корреляции образуют ядро всегда единой плеяды анализируемых признаков. Длина яйца с признаками диаметра связана слабо, и только у сороки, зяблика, черного дрозда и белобровика коэффициенты корреляции в отдельных парах признаков достигают значения 0,5. Также низким уровнем характеризуются взаимосвязи признака *l* (величина смещения плоскости наибольшего диаметра относительно середины длины яйца). Корреляции

учитываемого уровня обнаружены с длиной яйца у серой вороны и белобровика и диаметром основания клоакальной зоны (D_2) у серой вороны, певчего дрозда и большой синицы. При этом по отношению к признаку D_2 корреляция, в отличие от всех остальных, отрицательная. Признаком-индикатором везде служит диаметр яйца.

Средний коэффициент детерминации для полных матриц варьирует в небольших пределах, минимальное значение он принимает у обыкновенного жулана (0,16 ± 0,05), максимальное — у серой вороны, сороки и певчего дрозда (0,27 ± 0,09), среднее для десяти видов — 0,24 ± 0,01. Различия между видами статистически недостоверны.

Проведем теперь сравнение структуры корреляционных матриц по методу главных компонент, аналогично тому, как это было сделано по отношению к матрицам корреляций экстерьерных признаков и их индексов (см. параграф 3. 3). Почти все виды в факторном пространстве образуют единую компактную группу, далеко отстоящую от начала координат и тесно связанную с I фактором (общность матриц) (рис. 33). На долю I компоненты приходится 93,3 % общей дисперсии исходных признаков. Все это подтверждает уже подчеркнутое выше большое сходство корреляционной структуры ооморфологических признаков у сравниваемых видов. Наибольшие нагрузки на фактор общности дают черный и певчий дрозды, зяблик и обыкновенный скворец, т.е. они характеризуются наиболее универсально организованными корреляциями метрических признаков яйца. На противоположной стороне распределения с заметным отрывом от общей группы находятся два вида — обыкновенный жулан и обыкновенный дубонос. Они дают сравнительно меньшие нагрузки на первый фактор, а бóльшие на второй, причем связь с последним у них не одинаковая по знаку. Как и в случае с корреляционными матрицами экстерьерных признаков и индексов, видим, что правую часть распределения занимают экологически пластичные виды, а специфичными матрицами обладают виды более специализированные.

Таким образом, на двух различных категориях признаков прослеживается одна и та же закономерность. Если универсальность структуры корреляций у пластичных видов по экстерьерным признакам обусловливается множественностью их экологи-

12. Заказ 3114

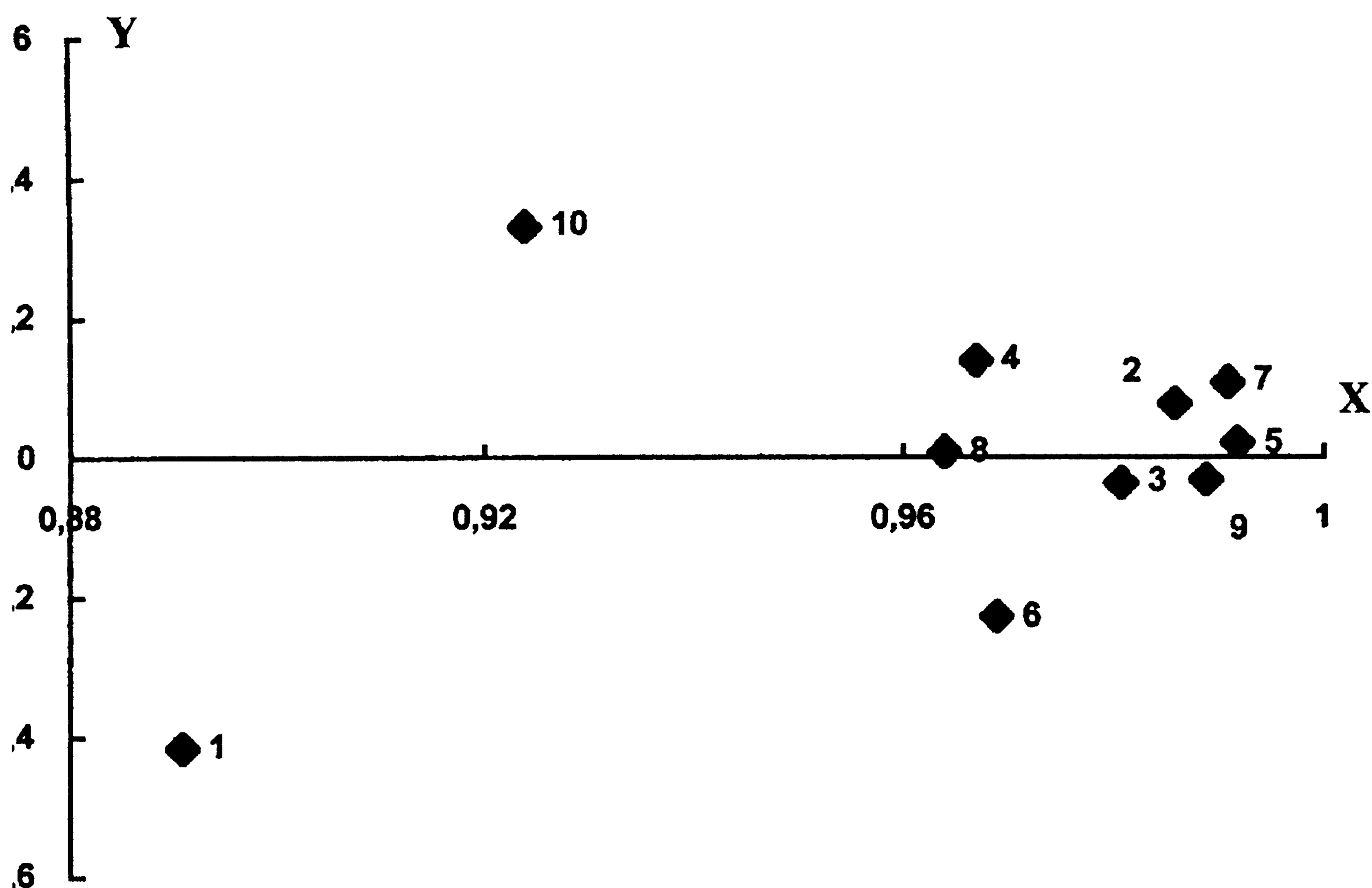


Рис. 33. Факторные нагрузки видовых корреляционных матриц ооморфологических признаков на I (ось X), II (ось Y) главные компоненты. Виды: *1* — обыкновенный жулан; *2* — обыкновенный скворец; *3* — сорока; *4* — серая ворона; *5* — черный дрозд; *6* — белобровик; *7* — певчий дрозд; *8* — большая синица; *9* — зяблик; *10* — обыкновенный дубонос

ческих связей и, отсюда, разнообразием выполняемых движений, то для ооморфологических характеристик такое объяснение не подходит. Хотя, как известно, яйца во время инкубации не являются неподвижными, их периодически поворачивают насиживающие птицы (Болотников и др., 1970; Болотников и др., 1985). Скорее всего характер движений сходен у большинства видов птиц, особенно принадлежащих к одной пусть даже обширной систематической группе.

Однако способность выполнять специфические движения у немногих видов имеется. Здесь следует привести ставший уже классическим пример о вращении яиц кайр — тонкоклювой и толстоклювой по окружности под действием силы ветра, что предохраняет их от падения со скал (Кафтановский, 1951; Бело-

польский, 1957). Эта способность обусловлена конической формой яйца, однако, возможно, что и корреляции признаков яйца у данных видов будет несколько иными. Что касается рассматриваемого нами случая, то для его правильной интерпретации необходимы дополнительные исследования с привлечением большего количества материала по экологически разнородным видам птиц.

Из корреляций ооморфологических признаков особый интерес вызывает взаимосвязь длины и диаметра, как двух основных взаимно перпендикулярных геометрических осей яйца. Для ее подробного изучения привлечем данные по другим видам, рассчитанные как на основе собственных измерений, так и по измерениям коллег, опубликованным в соответствующих каталогах (Ковшарь, Левин, 1982; Смогоржевский, Смогоржевская, 1989; Хохлов и др., 1997). Необходимо отметить, что взаимосвязь длины и диаметра целенаправленно или попутно рассматривается во многих работах (Онно, Бугаев, 1976; Михалевич и др., 1982; Järvinen, Pryl, 1989; Pikula et al., 1989 и др.), однако удовлетворительного объяснения силы и изменчивости этой связи, видимо, не найдено. Большинство изученных в данном отношении видов птиц имеют положительную, невысокую, но достоверную корреляцию длины и диаметра яйца (Мянд, 1988). Нами она определена у 60 видов, принадлежащих к 13 отрядам и 28 семействам (табл. 28). Коэффициент корреляции Спирмена у исследуемых видов варьирует от –0,01 до +0,57; примечательно, что его отрицательное значение наблюдается только в трех случаях и оно фактически не отличимо от нуля. Средняя величина по 60 видам оказалась равной +0,28 ± 0,02, следовательно, степень связи можно определить как слабую. Четкой зависимости между величиной коэффициента корреляции и принадлежностью вида к той или иной систематической группе на имеющемся материале не просматривается.

В целях поиска возможной причины существующего уровня корреляции данных признаков рассмотрим механику их развития в процессе формирования яйца (Дементьев, 1940; Тэйлор, 1983; Ромер, Парсонс, 1992). Созревшая и покинувшая яичник яйцеклетка по своей форме близка к шару, который имеет биологи-

Т а б л и ц а 28

Коэффициент корреляции Спирмена между длиной и диаметром яйца

Вид	n	r (Sp.)	Вид	n	r (Sp.)
Podiceps nigricollis	116	0,28	Cuculus canorus	77	0,49
Podiceps cristatus	106	0,33	Alcedo atthis	109	0,37
Phalacrocorax carbo	110	0,51	Junx torquilla	128	0,2
Ardeola ralloides	72	0,53	Hirundo rustica	197	0,45
Ardea cinerea	118	0,21	Alauda arvensis	70	0,36
Ardea purpurea	39	0,1	Anthus trivialis	66	0,29
Plegadis falcinellus	90	−0,05	Motacilla alba	382	0,44
Anas platyrhynchos	325	0,56	Lanius collurio	420	0,29
Anas strepera	86	0,16	Sturnus vulgaris	448	0,48
Anas acuta	52	0,35	Pica pica	424	0,44
Anas querquedula	161	0,06	Corvus frugilegus	346	0,44
Aythya ferina	159	0,09	Corvus cornix	78	0,01
Falco tinnunculus	64	0,24	Acrocephalus arundinaceus	72	−0,01
Alectoris chukar	91	0,23	Sylvia nisoria	94	0,21
Coturnix coturnix	53	0,51	Ficedula hypoleuca	863	0,33
Grus grus	32	0,57	Ficedula albicollis	89	0,22
Gallinula chloropus	52	0,08	Oenanthe oenanthe	52	0,18
Fulica atra	248	0,27	Phoenicurus phoenicurus	120	0,12
Charadrius dubius	80	0,03	Turdus pilaris	215	0,29
Vanellus vanellus	372	0,03	Turdus merula	196	0,38
Tringa totanus	68	0,26	Turdus iliacus	208	0,43
Actitis hypoleucos	39	−0,07	Turdus philomelos	483	0,53
Larus minutus	130	0,29	Parus major	473	0,18
Larus ridibundus	321	0,29	Passer montanus	98	0,32
Chlidonias niger	171	0,25	Ploceus cucullatus	141	0,53
Chlidonias leucopterus	297	0,15	Fringilla coelebs	470	0,38
Chlidonias hybrida	120	0,08	Chloris chloris	77	0,22
Sterna hirundo	529	0,18	Coccothraustes coccothraustes	82	0,18
Sterna albifrons	165	0,1	Emberiza aureola	55	0,34
Columba livia	104	0,27	Emberiza bruniceps	67	0,53

ческую ось, проходящую через анимальный и вегетативный полюса. Размеры яйцеклетки характеризуются диаметром и объемом. Таковой она остается и в полностью сформированном яйце, откладываемом птицей. После оплодотворения в воронке яйцевода яйцеклетка, двигаясь по нему, последовательно приобретает третичные оболочки — белок, две подскорлуповые и скорлупу. Покрытие яйцеклетки белком происходит в основной (белковой) части яйцевода. Он равномерно обволакивает яйцеклетку, образуя слои различной консистенции, при этом на полюсах яйца формируются плотные тяжи белка — халазы. Форма яйца попрежнему остается шарообразной, ее изменение начинается после того, как оно проникает в более узкую часть яйцевода — перешеек. Здесь яйцо под воздействием мускулистых стенок яйцевода приобретает типичную для него форму и покрывается двумя подскорлуповыми оболочками. Далее, в начальной части маточного отдела яйцевода происходит процесс "набухания яйца", заключающийся в проникновении сквозь подскорлуповые оболочки, которые к этому времени растягиваются, воды и соли. После этого яйцо покрывается плотной скорлуповой оболочкой, что занимает наибольшую часть времени его нахождения в яйцеводе, и затем через влагалище и клоаку выходит наружу.

В итоге яйцо, как геометрическая фигура, в своем развитии в яйцеводе проходит три стадии: первая — первичное накопление объема в рамках шарообразной формы; вторая — образование типичной формы; третья — вторичное накопление объема в рамках типичной формы. Получается, что между признаками "длина" и "диаметр" яйца в процессе их формирования нет взаимозависимого роста и, следовательно, не может быть корреляции. Тот же ее обычно невысокий положительный уровень, регистрируемый при расчетах, есть результат опосредованной взаимосвязи через объем яйца. При увеличении последнего длина и диаметр также возрастают, причем неравномерно, корреляция с диаметром более сильная (табл. 29). Если исключить обсуждаемое влияние объема яйца (через парциальную корреляцию), то между длиной и диаметром устанавливается полная отрицательная корреляция (см. табл. 29). Действительно, при постоянном значении объема всякое увеличение длины яйца в яйцеводе будет сопровождаться уменьшением его диаметра.

Таблица 29

Коэффициенты корреляции длины, диаметра и объема яйца

Вид	n	L—W	D—W	L—D	L—D (W)
Lanius collurio	104	0,73	0,83	0,23	–1
Sturnus vulgaris	176	0,68	0,91	0,3	–1
Pica pica	128	0,85	0,9	0,53	–1
Corvus cornix	78	0,45	0,88	–0,03	–1
Turdus merula	84	0,73	0,93	0,43	–1
Turdus iliacus	103	0,75	0,87	0,33	–1
Turdus philomelos	102	0,65	0,9	0,27	–1
Parus major	107	0,68	0,93	0,36	–1
Fringilla coelebs	104	0,77	0,9	0,4	–1
Coccothraustes coccothraustes	82	0,63	0,9	0,22	–1

Примечание. n — число яиц; L—D (W) — парциальная корреляция длины и диаметра яйца при постоянном значении объема.

4. 6. КОРРЕЛЯЦИЯ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ И ООМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

В межвидовой изменчивости птиц в масштабе отряда воробьинообразных существует высокая положительная корреляция между массой тела самки и массой свежеотложенного яйца, хотя нарастание последней происходит с определенной задержкой (Дольник, Дольник, 1981; Saether, 1985). В индивидуальной изменчивости положительная связь массы, объема и некоторых линейных размеров яйца с массой самки также достаточно четко прослеживается, хотя коэффициент корреляции у различных видов варьирует в широких пределах (Болотников, Маркс, 1980; Маркс, 1986; Мянд, 1988; Томкович, 1991; Pikula, 1976; Järvinen, 1991; Nager, Zandt, 1994; Weidinger, 1994 и др.). Всегда слабая или отсутствует вовсе корреляция ооморфологических характеристик с экстерьерными признаками самок. Например, не обнаружено ни одного достоверного коэффициента корреляции между признаками яйца и обобщенным размером тела у большой синицы (Мянд, 1988). У обыкновенной гаги корреляция размеров яиц с такими экстерьерными признаками, как длина головы, длина

крыла, длина цевки укладывается в пределы +0,15 — +0,22 (Татарникова и др., 1982). У кулика-лопатня (*Eurynorhynchus pygmeus*) корреляция экстерьерных признаков самок с длиной и диаметром яйца не превышает значения +0,2, за исключением взаимосвязи длины клюва и диаметра яйца, где она достигает +0,36 (Томкович, 1991).

Соответствующим материалом мы располагаем в отношении трех видов птиц: обыкновенного жулана, мухоловки-пеструшки и большой синицы. Самки отловлены на гнездах в период насиживания или выкармливания птенцов. Для избежания артефактов, обусловленных ошибкой измерения, в анализ включены только наиболее жестко фиксируемые признаки экстерьера: длина (*1*) и ширина (*2*) крыла, длина предплечья (*3*), клюва (*5*), голени (*8*), цевки (*9*), третьего пальца (*10*) и хвоста (*11*). Помимо прочих не попадает в анализ и длина киля грудины, поскольку при наличии наседного пятна данный признак измеряется с трудом. Из ооморфологических параметров взяты только длина и диаметр яйца, при расчетах использованы средние значения признаков по каждой кладке.

Результаты свидетельствуют, что изменчивость экстерьерных и ооморфологических признаков имеет весьма низкую сопряженность (табл. 30). Число достоверных связей у исследуемых видов небольшое, из 16 возможных у обыкновенного жулана их 4, 2 у мухоловки-пеструшки и всего 1 у большой синицы. Во всех случаях они имеют положительный знак и невелики по абсолютному значению. Так, самый высокий коэффициент корреляции наблюдается у обыкновенного жулана между шириной крыла и диаметром яйца (+0,36), а самый низкий (+0,19) — у мухоловки-пеструшки во взаимосвязях ширины крыла и длины цевки с длиной яйца. Учитывая, что статистическая значимость коэффициента корреляции зависит и от величины выборки, в отношении мухоловки-пеструшки, где исследовано 60 самок и их кладок, можно говорить о почти полном отсутствии изучаемых корреляций признаков.

Обобщающими признаками размера и формы тела являются главные компоненты, представляющие собой линейные комбинации исходных признаков (Животовский, 1984). Первые по величине компоненты сосредоточивают в себе бо́льшую часть изменчивости и поэтому наиболее ценны для анализа. У обыкновенного жулана первая компонента имеет высокие положительные

Таблица 30

Коэффициенты корреляции между экстерьерными и ооморфологическими признаками самок

Признак	1	2	3	5	8	9	10	11
			Обыкновенный жулан (n=30)					
L	0,11	0,25*	0,1	–0,04	0,19	0,19	–0,05	–0,11
D	0,3*	0,36*	0,3	0,01	–0,05	0,3*	–0,11	0,16
			Мухоловка-пеструшка (n=60)					
L	0,12	0,19*	–0,11	0,03	–0,01	0,19*	0,15	0,16
D	0,04	0,15	–0,01	0,06	0,16	0,11	0,12	0,01
			Большая синица (n=38)					
L	0,13	–0,04	0,04	0,04	0,05	0,24	–0,07	0,08
D	0,18	0,3*	0,12	–0,01	0,07	–0,02	–0,09	0,2

Примечание. * — статистически значимая корреляция при $p < 0{,}05$.

коэффициенты корреляции с длиной и шириной крыла, длиной цевки и хвоста, меньше они с длиной предплечья и голени, а с длиной клюва и третьего пальца корреляция отсутствует (табл. 31). Следовательно, данная компонента может быть интерпретирована как общий размер тела по рассматриваемым признакам, исключая влияние клюва и третьего пальца. Аналогичную интерпретацию получает первая компонента у мухоловки-пеструшки и большой синицы, только у первого вида несущественную нагрузку дают длина клюва, голени и третьего пальца, а у второго — длина третьего пальца и хвоста. Со второй главной компонентой у обыкновенного жулана в наибольшей степени положительно скоррелированы длина третьего пальца, голени и клюва, отрицательную корреляцию имеют длина и ширина крыла, поэтому данную компоненту можно характеризовать как показатель размера и формы тела. Подобная ситуация наблюдается у большой синицы, а у мухоловки-пеструшки отрицательные коэффициенты незначительны, что дает основание интерпретировать вторую компоненту так же, как и первую, учитывая, что она отражает общие размеры уже по другим признакам.

Таблица 31

Нагрузки исходных признаков на I, II главные компоненты

Признак	Lanius collurio		Ficedula hypoleuca		Parus major	
	I	II	I	II	I	II
1	0,78	−0,4	0,86	−0,13	0,61	−0,06
2	0,81	−0,44	0,82	−0,02	0,43	−0,74
3	0,49	0,28	0,57	0,06	0,75	0,24
5	−0,04	0,58	−0,15	0,58	0,34	0,39
8	0,45	0,7	0,22	0,83	0,56	0,39
9	0,73	0,47	0,37	0,75	0,77	0,41
10	−0,05	0,78	−0,27	0,67	−0,11	−0,06
11	0,66	−0,09	0,72	−0,13	0,25	−0,53

Таблица 32

Коэффициенты корреляции длины и диаметра яйца с I и II главными компонентами

Вид	L—I	L–II	D—I	D—II
Lanius collurio	0,21	−0,09	0,32*	−0,15
Ficedula hypoleuca	0,03	0,1	−0,03	0,16
Parus major	−0,01	−0,05	0,1	−0,29

Корреляция длины и диаметра яйца с I и II главными компонентами оказалась столь же незначительной, как и с отдельными морфологическими признаками (табл. 32). У мухоловки-пеструшки и большой синицы статистически достоверных коэффициентов корреляции нет, у обыкновенного жулана он всего один, да и тот по абсолютному значению невелик. Итак, фактические данные свидетельствуют о несущественной зависимости размеров яиц у птиц от их габитуальных характеристик, т.е. метрические признаки яйца в своем развитии ограждены от влияния размеров тела.

Механизм стабилизации ооморфологических признаков птиц и роль корреляций в этом могут быть представлены следующим образом. В первую очередь, размеры яиц находятся под достаточно жестким генетическим контролем, что установлено прямыми экспериментальными и косвенными методами (Мянд, 1988; Тараканов, Подковыров, 1992; Венгеров, 1996; Ojanen et al., 1979;

Noordwijk et al., 1980; Grant, 1982 и др.). В параграфе 4.1 с помощью однофакторного дисперсионного анализа для 31 вида птиц показано, что влияние различий между самками на изменчивость размеров яиц достигает 50—80 % . Роль внутренних факторов в развитии количественного признака может быть установлена также путем сопоставления его корреляции с общими размерами тела и величиной изменчивости. Сочетание низкого коэффициента корреляции и низкого коэффициента вариации указывает на наличие сильной генетической детерминированности признака (Берг, 1964). Именно такую ситуацию мы наблюдаем по отношению к размерам яиц у птиц. Отсутствие корреляции размеров тела и размеров яиц защищает последние от воздействия внутренних факторов, определяющих формирование габитуальных признаков. В генотипе комплексы генов, связанные с формированием размеров тела и размеров яиц, между собой почти не взаимодействуют. Механизмом стабилизации формы яиц является сильная корреляция наибольшего диаметра яйца и диаметров оснований полярных зон. Все сказанное еще раз подтверждает закономерный характер существующих корреляций признаков организма.

Масса тела является морфофизиологическим показателем и в сравнении с размерными признаками подвержена существенным изменениям в зависимости от физиологического состояния самки, которое помимо генотипической обусловленности изменяется в связи с возрастом и условиями среды. Поэтому корреляция массы тела и величины яйца по сути является отражением зависимости размеров яиц от состояния энергетического баланса организма. При благоприятных температурных и кормовых условиях птицы откладывают более крупные яйца, очевидно, потому, что не испытывают недостатка энергии для формирования яиц. Средовая компонента корреляции, таким образом, здесь является доминирующей.

ГЛАВА 5
КОРРЕЛЯЦИИ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК УСЛОВИЕ И РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ

5. 1. РОЛЬ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ

Существующая система корреляций обеспечивает нормальный ход всего индивидуального развития организмов, наибольшее значение она имеет у позвоночных животных, где приобретает роль регулятора формообразования (Шмальгаузен, 1969, 1982, 1983). Морфогенетические и эргонтические корреляции определяют устойчивость организации по отношению к внешним (влияние среды) и внутренним (мутации) факторам. В первом случае это достигается путем автономизации всего процесса формообразования, а во втором — путем обезвреживания неблагоприятного проявления мутаций. В результате И. И. Шмальгаузен делает вывод, состоящий в том, что устойчивость организации определяется отнюдь не прочностью генотипа, а системой корреляций регуляторного характера. Наиболее жестко система корреляций работает на начальных этапах онтогенеза, особенно в период эмбрионального развития, на более поздних этапах корреляционные связи способны изменяться (Шмидт, 1985).

Столь же велика роль корреляций и в эволюции организмов. Здесь прежде всего необходимо отметить, что система корреляций возникает в процессе исторического развития организмов и, по определению И. И. Шмальгаузена (1969), “перестройка системы геномных и морфогенетических корреляций есть обязательное выражение процесса эволюции органических форм”. Возникновение и установление корреляций регуляторного характера (морфогенетических и эргонтических) осуществляется в результате действия стабилизирующего отбора. Прогрессивная эволюция организмов сопровождается не только их дифференциацией, но и все усиливающейся интеграцией, т. е. усложнением и усилением корреляционных зависимостей.

Онтогенетические корреляции у организмов с регуляторным типом развития (позвоночные) выступают важным фактором,

способствующим ускорению темпов эволюции. В гипотезе корреляций А. Н. Северцова (1912, с. 120) указывается, что "изменения условий существования обыкновенно влияют только на органы, имеющие непосредственное отношение к измененным сторонам внешней среды (экзосоматические органы), и преобразуют их приспособительно к новым изменившимся условиям существования. ... Первичные изменения в экзосоматических органах влияют изменяющим образом на органы внутренней жизни (эндосоматические органы), заставляя их приспособляться к своему измененному строению и функциям и в свою очередь изменяться". Эволюция сопровождается аккумуляцией морфогенетических корреляций общего значения, что не только увеличивает устойчивость организации, но и делает возможным крупные преобразования организмов по типу ароморфозов, так как данные корреляции обеспечивают согласованное изменение ранних стадий эмбрионального развития (Шмальгаузен, 1982). Подобные макроэволюционные изменения происходят относительно редко, часты же изменения в концевых звеньях и боковых ветвях корреляционных цепей, которые являются основой микроэволюционных процессов (Иорданский, 1994). Итак, корреляционные системы, благодаря своей согласованной реакции на отдельные изменения, убыстряют темп как макро-, так и микроэволюции, поскольку изменения целостных систем происходят много быстрее, чем при комбинациях отдельных благоприятных изменений ее элементов. Кроме того, у организмов, обладающих высокоэффективным комплексом морфогенетических и эргонтических корреляций, происходит накопление мобилизационного резерва малых мутаций в скрытом виде, что повышает их эволюционную пластичность (Шмальгаузен, 1982).

Как недавно установлено (Животовский, 1984), существенная роль в эволюционном преобразовании популяций принадлежит и гаметическим корреляциям. При гаметической интеграции, формируемой стабилизирующим отбором, существующее генное разнообразие в популяции маскируется в небольшое число комплементарных гаплотипов. При изменении условий среды соответственно происходят и изменения интенсивности и направленности отбора, что приводит к "дезинтеграции" полигенной системы. В результате в популяции появляются новые комбинации признаков, которые в дальнейшем под действием нового стабилизирующего отбора образуют качественно иные комплексы

признаков. Предполагается, что подобные преобразования комплекса количественных признаков обусловливаются именно гаметическими, а не плейотропными корреляциями.

Таким образом, система корреляций имеет чрезвычайно важное значение в онтогенезе и эволюционном процессе. Организмы, обладающие более совершенной системой корреляций, характеризуются высокой устойчивостью индивидуального развития, его автономностью по отношению к влиянию внешней среды. Если же изменения происходят, то они, благодаря корреляциям, согласованы между функционально связанными структурами, что не нарушает гармонию организмов и не снижает жизнеспособность. В итоге такие организмы отличаются высокой индивидуальной пластичностью. Система онтогенетических корреляций, наряду с другими факторами, участвует в формировании мобилизационного резерва генетической изменчивости, способствует убыстрению темпов эволюционных преобразований, т. е. организмы с развитой системой корреляций характеризуются высокой эволюционной пластичностью.

5. 2. АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИЙ И ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПТИЦ

Важнейшей чертой биологической эволюции является формирование адаптаций (Шмальгаузен, 1969; Яблоков, Юсуфов, 1981; Завадский, 1973; Грант, 1980; Солбриг, Солбриг, 1982, и др.), что в полном объеме признается только дарвинизмом (Северцов, 1981). Под адаптацией понимают, с одной стороны, совокупность внешних и внутренних свойств организмов, обеспечивающих их успешное существование в определенной среде и, с другой стороны, — это сам процесс формирования данных свойств. Эти две стороны одного понятия тесно взаимосвязаны, поскольку совокупность главных свойств организмов определяет их организацию, а всякая организация существует и изменяется при условии имеющейся и совершенствующейся приспособленности к окружающей среде. И. И. Шмальгаузен (1983, с. 104) подчеркивал, что “нет никаких оснований предполагать существование различных факторов, определяющих развитие приспособлений и развитие самой организации. Организации, независимой от приспособлений, просто не существует. Вся организация характеризуется именно наиболее широкими адаптациями, которые в конкретных видах организмов получают свое специализированное

выражение...". Вместе с тем между организацией и адаптацией не ставится знака равенства, поскольку организмы несут в себе также и черты неприспособительного характера, обусловленные корреляциями с адаптивными признаками и историческим наследием.

Эволюционные преобразования организации неизбежно сопровождаются перестройкой корреляционных систем, поэтому последние по сути являются одним из свойств организмов подобно, например, размерам и форме тела и могут рассматриваться как адаптации. В основу классификации адаптаций могут быть положены разные критерии. Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1977) классифицируют их исходя из следующих четырех принципов: первый — по происхождению; второй — по принадлежности к разным аспектам среды; третий — по эволюционной значимости; четвертый — по морфофизиологическому содержанию. Определим место корреляций морфологических признаков в соответствии с вторым и третьим принципами классификации, как имеющими наиболее общий характер, тогда как первый и четвертый принципы применимы при рассмотрении конкретных случаев. По принадлежности к разным аспектам среды адаптации подразделяются на генотипические, популяционные, биогеоценотические и абиотические. Генотипические адаптации характеризуют коадаптированность элементов целостного генотипа. Фенотипические корреляции, особенно количественных признаков, базируются на согласованном действии многих генов и в целом можно сказать, что морфологически интегрированные организмы представляют собой отражение высокой коадаптированности генотипа. Поэтому корреляции морфологических признаков принадлежат к генотипическим адаптациям, реализующимся в период роста и развития.

По эволюционной значимости выделяют общие и частные адаптации. Такое разделение применительно к конкретным случаям относительно, так как положение адаптаций устанавливается только при их сравнении. Следовательно, адаптации в данном аспекте носят многоуровневый характер и их иерархия каждый раз определяется заново. Наличие корреляционных систем в организмах есть адаптация самого широкого плана, поскольку они выполняют важнейшую роль в онтогенезе и эволюции.

Рассмотрим корреляции экстерьерных признаков воробьиных птиц. Результаты их анализа, изложенные в главе 3, позволяют

выделить следующие общие и частные адаптации. У всех изученных воробьиных характер морфологической интеграции (плеядная организованность признаков) оказался удивительно схож, несмотря на их достаточно высокое видовое морфотипическое и экологическое разнообразие. Четко выделяются плеяды признаков летательного аппарата и скелетных элементов задней конечности. Это служит примером общей адаптации, связанной с одинаковыми для всех видов двумя типами локомоции: в воздушной среде — с помощью крыльев и хвоста; по твердому субстрату — с помощью задних конечностей. На этом фоне сформирован ряд частных адаптаций, обусловливаемых экологическими особенностями отдельных видов или их групп. Так, структура корреляций признаков по полным матрицам оказывается специфичной у специализированных видов и относительно универсальной у экологически пластичных видов, что является приспособлением к неодинаковому уровню разнообразия связей с внешней средой. Органами полета у всех птиц служат одни и те же структуры, однако в зависимости от среды обитания и способов добывания пищи различные виды реализуют весьма разнообразные типы полета, что отразилось на их внешней морфологии и корреляциях в соответствующей морфофункциональной конструкции. У большинства видов воробьиных, живущих в лесу, крылья широкие и тупые, а также относительно длинный хвост — это частная адаптация на уровне внешней морфологии, обеспечивающая маневренный полет среди ветвей деревьев. Наряду с ней у этих же видов мы наблюдаем частную адаптацию и в корреляциях признаков летательного аппарата — уровень связей у них значительно выше, чем у птиц открытых местообитаний, имеющих более острые крылья и относительно короткий хвост. Приспособительный эффект корреляций во всех перечисленных случаях состоит в том, что они способствуют сохранению определенных пропорций признаков, важных для осуществления той или иной функции. Тем самым корреляции нейтрализуют вредное проявление изменчивости отдельных морфологических признаков.

Весьма интересная ситуация наблюдается в корреляции признаков клюва. Его основные характеристики, определяющие пищевую специализацию, заключаются в размерах и форме. Высокая положительная корреляция размеров клюва ведет к сильному увеличению изменчивости его объемной величины, что имеет приспособительное значение только при доминировании в

популяции межфенотипической составляющей ширины пищевой ниши. Последнее осуществимо лишь у немногих видов в своеобразных экологических условиях, поэтому высокую корреляцию линейных признаков клюва у неспециализированных видов дарвиновых вьюрков (см. параграф 3.4) можно рассматривать как частную адаптацию, направленную на расширение спектра потребляемых кормов.

Вместе с тем у исследованных видов воробьиных имеются корреляции, адаптивное значение которых при реализации дефинитивных функций совершенно неясно. Примером здесь служит свойственная птицам корреляция длины предплечья и некоторых элементов задней конечности (длина голени и цевки). Как уже отмечалось, сохранение данной корреляции у птиц, передние и задние конечности которых совершенно различны по выполняемым функциям, видимо, необходимо по причине невозможности ее разрыва без существенного нарушения других важных формообразовательных процессов. Таким образом, в корреляциях экстерьерных признаков птиц находят отражение адаптации, заметно различающиеся по времени формирования и эволюционной значимости.

Остановимся далее на вопросе о приспособительном характере внутрипопуляционной изменчивости морфологических признаков. Прежде необходимо подчеркнуть, что индивидуальная наследственная изменчивость, как свойство всего живого, имеет колоссальное значение, являясь материалом для действия эволюционных факторов. Однако нас сейчас интересует иной ее аспект, а именно экологическая значимость внутрипопуляционной изменчивости, способствует ли она использованию более широкого диапазона природных ресурсов. Этот вопрос может быть решен путем сопоставления уровня изменчивости и ширины экологической ниши у популяций одного вида или у достаточно родственных видов, желательно принадлежащих к одному сообществу. Имеющиеся данные (см. параграф 3.1) свидетельствуют об отсутствии у птиц взаимосвязи между названными параметрами в подавляющем большинстве случаев. Виды с широкой и узкой экологической нишей имеют сходный уровень изменчивости экстерьерных признаков. Лишь у некоторых видов или популяций, обитающих в специфических экологических условиях, характеризующихся ослабленной межвидовой конкуренцией, увеличение морфологической изменчивости сопровождается расширением

ниш. Отсюда есть основания полагать, что наблюдаемая изменчивость количественных признаков птиц, как правило, не имеет адаптивного смысла, а отражает лишь допустимые отклонения от оптимальных величин, установившихся в результате длительного взаимодействия популяции с внешней средой.

Приспособительное значение некоторых других проявлений внутрипопуляционной изменчивости, например окраски, предполагается большинством исследователей достаточно обоснованно. Так, окрасочные морфы самцов мухоловки-пеструшки имеют отличительные экологические характеристики, а криптически окрашенные особи избегают агрессии со стороны мухоловки-белошейки (см. параграф 1.3). Полиморфизм окраски яиц у обыкновенной кукушки позволяет данному виду паразитировать на многих хозяевах, что, безусловно, повышает продуктивность популяции. Можно обнаружить у птиц и другие подобные примеры приспособительной изменчивости, однако в целом их, видимо, немного.

Заслуживает рассмотрения также адаптивное значение внутрииндивидуальной изменчивости, конкретно флуктуирующей асимметрии билатеральных структур и внутрикладковой изменчивости яиц. Что касается флуктуирующей асимметрии, то, исходя из классических представлений о причинах данной изменчивости, никакого приспособительного значения она иметь не может (см. параграф 3.8). С изменчивостью яиц внутри кладки, прежде всего их величины, дело обстоит сложнее. Адаптивное значение данной изменчивости определяется ее участием в регуляции величины выводка, а на последнюю большое влияние оказывают еще направленность изменения величины яиц по порядку снесения и асинхронность вылупления. При определенных сочетаниях этих составляющих внутрикладковая изменчивость вносит существенный вклад в фенотипическую разнокачественность птенцов в выводке и тем самым влияет на их смертность. Подобная регуляция величины выводка может являться адаптацией к нестабильным кормовым условиям сезона размножения.

5.3. АНАЛИЗ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ПО КОРРЕЛИРУЮЩИМ ПРИЗНАКАМ

В настоящее время по типу влияния на структуру популяции выделяют три основных формы естественного отбора: стабилизирующий, движущий и дизруптивный (Северцов, 1981; Яблоков,

Юсуфов, 1981). В качестве популяционной нормы принимается модальный класс в распределении признаков, который при стабилизирующей форме отбора сохраняется в популяции, при движущей форме происходит его смещение в одну из сторон, а дизруптивный отбор приводит к раздроблению популяции на две и более дочерние группы, каждая из которых приобретает собственный измененный модальный класс.

Анализ действия естественного отбора в природных популяциях весьма непрост, поскольку исследователи чаще всего имеют возможность оценивать по тем или иным признакам только выживших особей, а характеристики элиминируемой части популяции остаются неизвестными. Определенные затруднения вносит также возрастная изменчивость признаков. Поэтому число работ рассматриваемого направления, по крайней мере в орнитологии, очень мало. Наибольшей известностью пользуется вошедшее в учебники исследование Г. Бампуса, показавшего, что у домового воробья при экстремальных абиотических условиях выживают особи со значениями морфометрических признаков, близких к средним, т.е. происходит стабилизирующий отбор. Действие отбора по признакам внешней морфологии продемонстрировано также у некоторых других видов птиц (Alatalo, Lundberg, 1986; Weatherhead, Clark, 1994).

Невозможность прямой оценки значений признаков у элиминируемых особей не является непреодолимым препятствием для изучения естественного отбора. Его действие может быть обнаружено при сравнении распределений признаков (количественных и качественных) у молодых и взрослых особей в популяции, пространственных и временных группировок разного ранга, половых и иных групп, различающихся физиологией и поведением. При организации исследования необходимо стремиться к тому, чтобы различия между сравниваемыми группировками действительно обусловливались разным давлением и направлением отбора, а не были результатом возрастной изменчивости признаков, иммиграции и других факторов. Исследование даст однозначный ответ в том случае, когда, по определению А. В. Яблокова (1980), решается задача только с одним или двумя неизвестными.

Подавляющее большинство удачных исследований процесса естественного отбора в природных популяциях основывается на анализе частот качественных признаков (Яблоков, 1980; Ябло-

ков, Ларина, 1985). Это объясняется их дискретным варьированием и вытекающей отсюда легкостью отнесения особей к тому или иному фенотипическому классу. Совершенно иная ситуация имеет место при изучении изменчивости количественных признаков, обладающих непрерывным варьированием. Если в случае одного признака условное разделение на классы может быть достигнуто простыми статистическими методами, то при анализе комплекса признаков это становится весьма затруднительным. Проблема усложняется еще тем, что одна и та же особь по одному признаку может принадлежать к модальному, а по другому признаку к краевому классу. В связи с этим возникла необходимость разработки специальных статистических процедур, позволяющих классифицировать группы особей в комплексе количественных признаков.

Одной из эффективных в данном отношении является методика, предусматривающая посредством определенных математических операций выделение в пространстве коррелирующих признаков четырех групп особей (Животовский, Алтухов, 1980; Животовский, 1984): M_0 — группа средних по фенотипу особей; M_+ — группа особей с повышенными значениями признаков; M_- — группа особей с малыми значениями признаков; M_δ — группа диспропорциональных особей, у которых по одним признакам значения выше средних для популяции, а по другим признакам — ниже средних. Выделение последних трех групп особей основано на методе главных компонент. В рассматриваемом аспекте нас в наибольшей степени интересует выделение групп пропорциональных и диспропорциональных особей, поскольку они характеризуют особей с взаимосвязанными и не связанными признаками. Помимо указанного способа это осуществимо путем вычисления так называемого индивидуального корреляционного показателя (*ICI*), который отражает уровень корреляции признаков отдельных организмов (Межжерин и др., 1991). Его определение предусматривает нормирование значений признаков к их средним арифметическим, откуда получают безразмерные значения признаков. Далее для каждого организма вычисляется среднее арифметическое этих безразмерных значений и соответствующий коэффициент вариации, который и получил название *ICI*. Чем меньше абсолютное значение данного показателя, тем большей корреляцией признаков характеризуется организм. Использование *ICI* дало прекрасные результаты в изучении попу-

ляционной структуры мелких млекопитающих по совокупности морфофизиологических и других признаков (Межжерин и др., 1991).

Структура корреляций экстерьерных признаков воробьиных птиц характеризуется достаточно четкой плеядной организованностью, и различия между внутривидовыми группировками в большей степени проявляются в уровне корреляций в отдельных плеядах (см. параграфы 3.5—3.7). В связи с этим у нас нет необходимости сравнивать доли пропорциональных и диспропорциональных особей во внутривидовых выборках по целым матрицам, поскольку различия между ними могут нивелироваться случайными вариациями в межплеядных связях. Достаточно рассмотреть лишь структуру популяции по корреляции отдельных пар признаков в той или иной плеяде. Для этого необходимо сначала определить популяционную норму в соотношении признаков. Она устанавливается по полностью сопряженному варьированию безразмерных значений признаков относительно их средних величин. Наиболее подходящим нормирующим делителем в этом случае является среднее значение каждого признака, поскольку при этом способе нормировки не нарушается характер варьирования признаков (Межжерин и др., 1991). Рассмотрим всю процедуру на конкретном примере.

У 22 самцов пеночки-теньковки размеры голени и цевки распределяются следующим образом: голень — 28,2; 26,1; 27,0; 27,0; 27,3; 26,5; 26,5; 27,5; 26,9; 27,2; 27,1; 26,3; 27,2; 26,8; 27,1; 27,7; 27,3; 27,2; 26,9; 26,7; 26,5; 26,0. Цевка — 21,3; 19,1; 20,3; 20,1; 20,7; 19,3; 19,6; 20,2; 20,0; 20,4; 20,9; 20,0; 20,1; 19,9; 20,0; 20,9; 20,4; 20,4; 19,9; 20,0; 19,5; 19,8. Среднее значение для голени — 26,95; коэффициент вариации — 1,92; для цевки соответственно 20,13 и 2,62; коэффициент корреляции — +0,84.

После нормирования к средним значениям переменные и их статистические характеристики приобрели следующий вид: голень — 1,045; 0,9673; 1,001; 1,001; 1,012; 0,9822; 0,9822; 1,019; 0,9969; 1,008; 1,004; 0,9747; 1,008; 0,9932; 1,004; 1,028; 1,013; 1,009; 0,998; 0,9907; 0,9833; 0,9647. Цевка — 1,058; 0,9488; 1,008; 0,9985; 1,028; 0,9587; 0,9736; 1,003; 0,9935; 1,013; 1,038; 0,9935; 0,9985; 0,9885; 0,9935; 1,038; 1,013; 1,013; 0,9885; 0,9935; 0,9687; 0,9835. Среднее значение для голени — 1,0; коэффициент вариации — 1,92; для цевки соответственно 1,0 и 2,62; коэффициент корреляции — +0,84.

Как видим, из статистических показателей изменилось только среднее значение, ставшее у обоих признаков равным единице. Поскольку в нормированных переменных значения выражены в относительной величине, оптимальными с точки зрения пропорций признаков будут те фенотипы, которые имеют равновеликие отклонения от средних по обоим признакам. При этом величина и направленность отклонений роли не играют. Следовательно, в имеющемся диапазоне изменчивости признаков мы можем определить теоретически оптимальные их соотношения. Например, минимальное нормированное значение длины голени равняется 0,9647, ему соответствует фактическое значение длины цевки, равное 0,9835, тогда как оптимальным является также 0,9647. Распределение теоретически оптимальных пропорций признаков показано на рис. 34 А, коэффициент корреляции равен 1. Теперь поместим в эту же систему координат фактические значения нормированных признаков (рис. 34 Б). Те особи, которые ближе всего расположены к теоретическим точкам распределения, имеют оптимальные пропорции, а уклоняющиеся варианты характеризуются диспропорциональными фенотипами. После соответствующей нормировки в эту же систему координат помещаем значения признаков для самок пеночки-теньковки и получаем возможность для сравнения половых групп по составу пропорциональных и диспропорциональных фенотипов (рис. 35).

Из рис. 35 хорошо видно, что в выборке самок число птиц с нарушенной пропорцией признаков заметно больше, чем у самцов, да и степень диспропорциональности у самок гораздо выше. Все это обусловливает у них слабую корреляцию рассматривае-

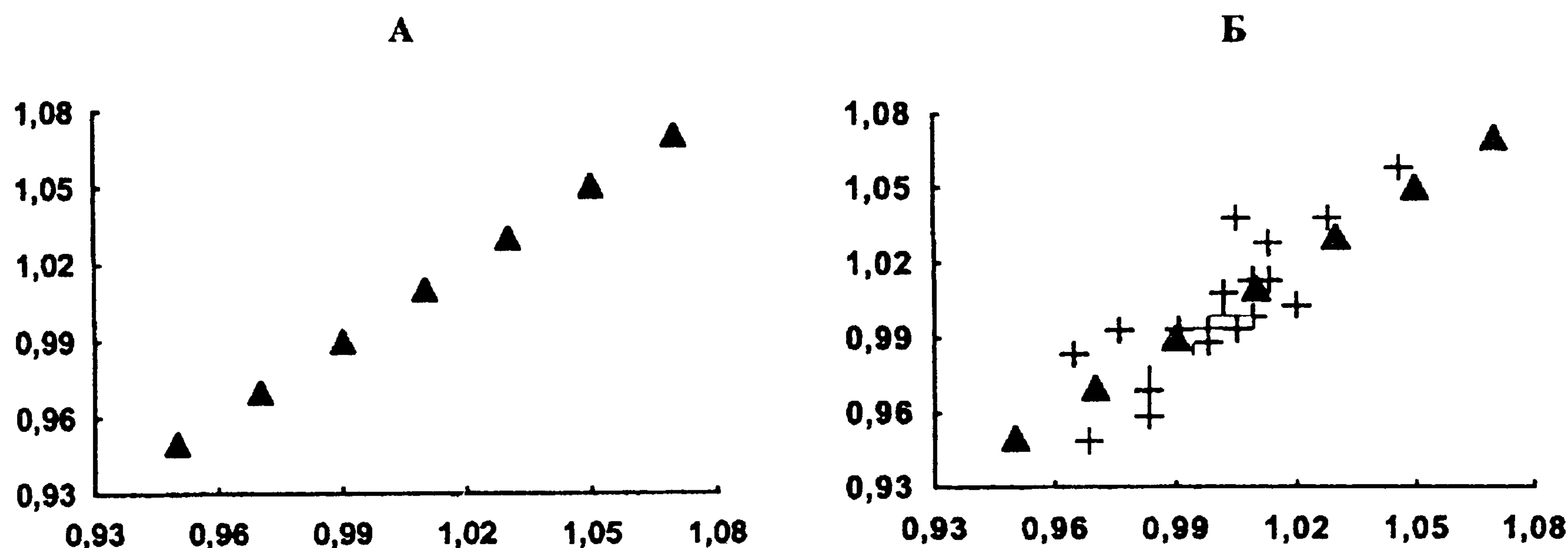
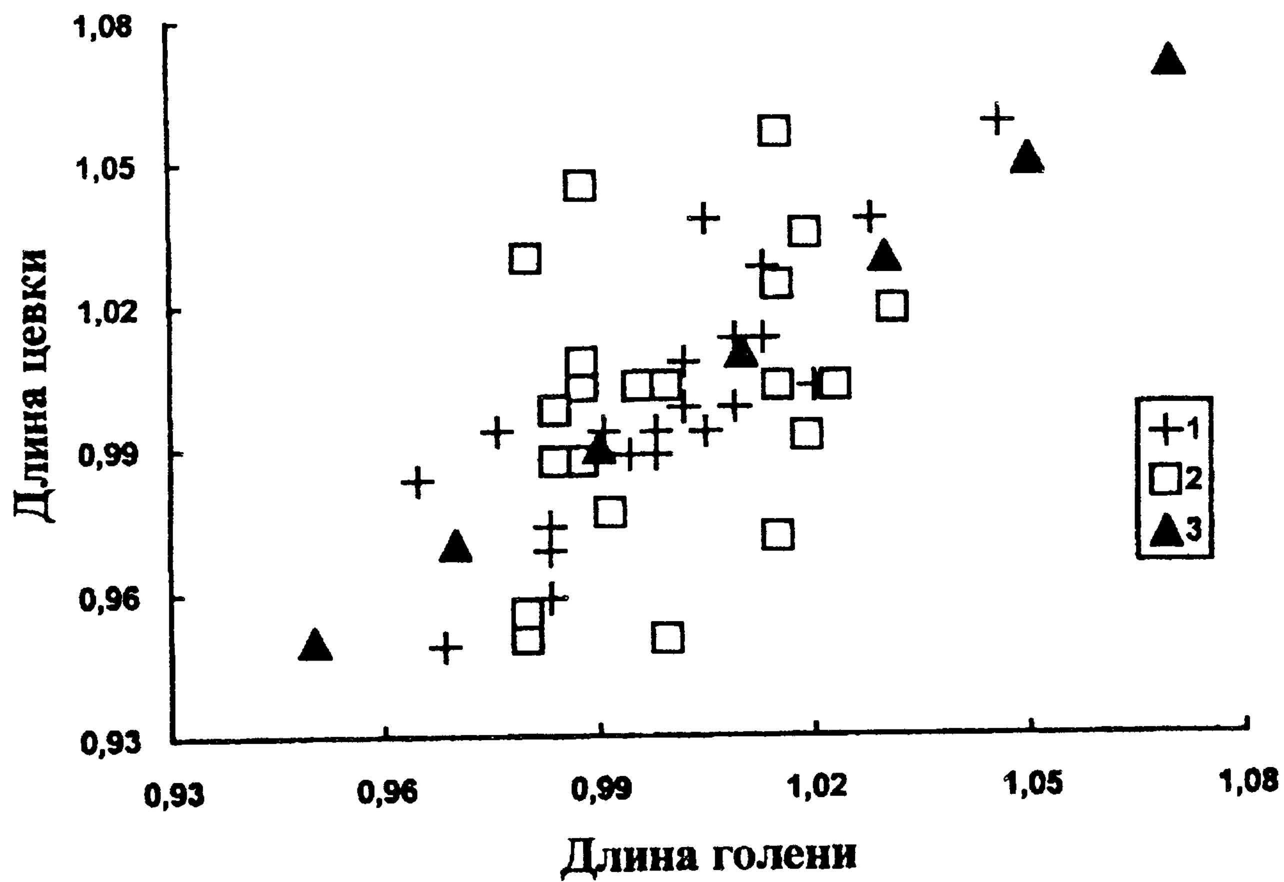


Рис. 34. Теоретически оптимальные пропорции длины голени и цевки у самцов пеночки-теньковки (А) и распределение их фактических данных (Б)



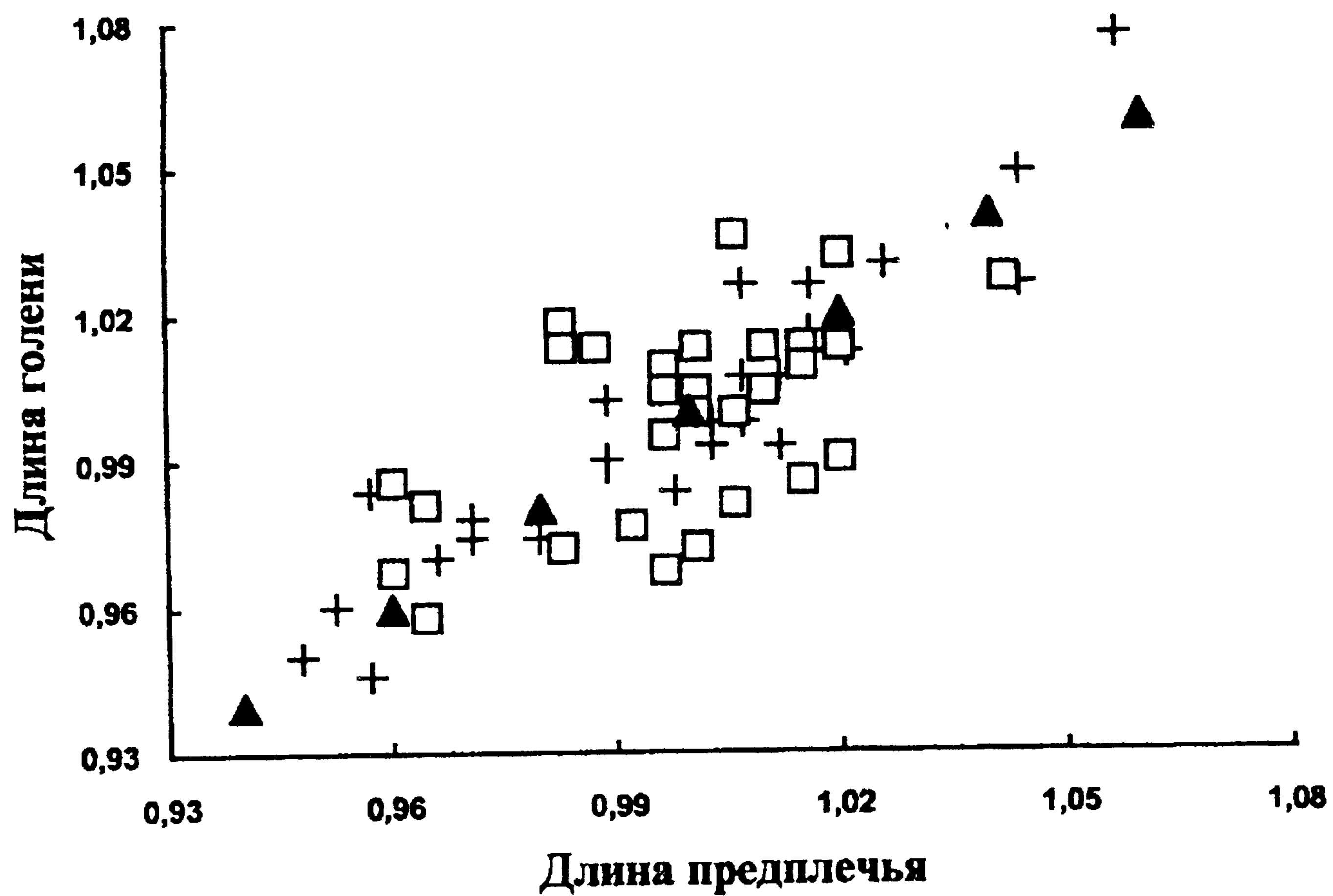
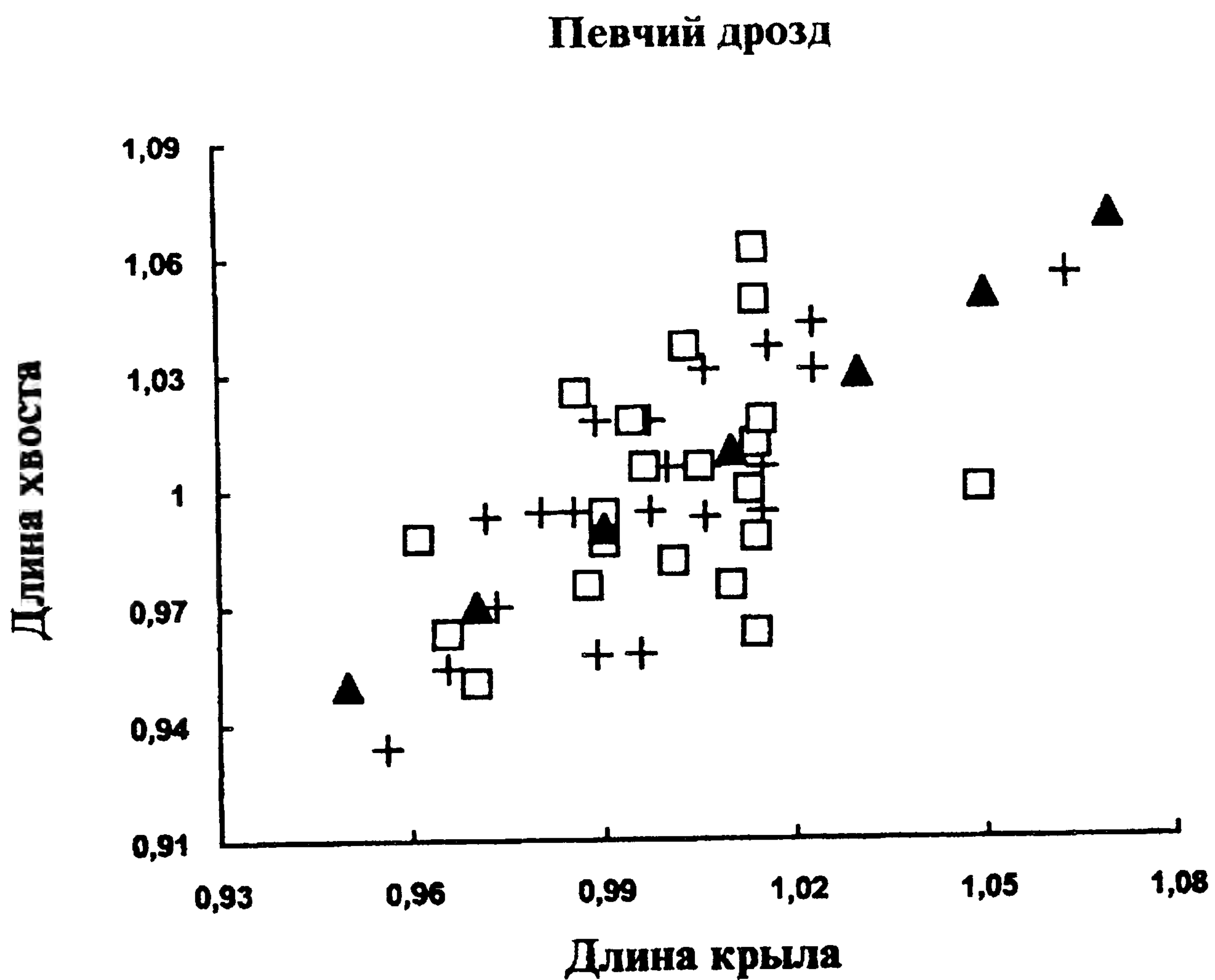


Рис. 35. Распределение фенотипов у самцов (*1*) и самок (*2*) воробьиных птиц относительно оптимальных пропорций признаков (*3*)

Певчий дрозд



Большая синица

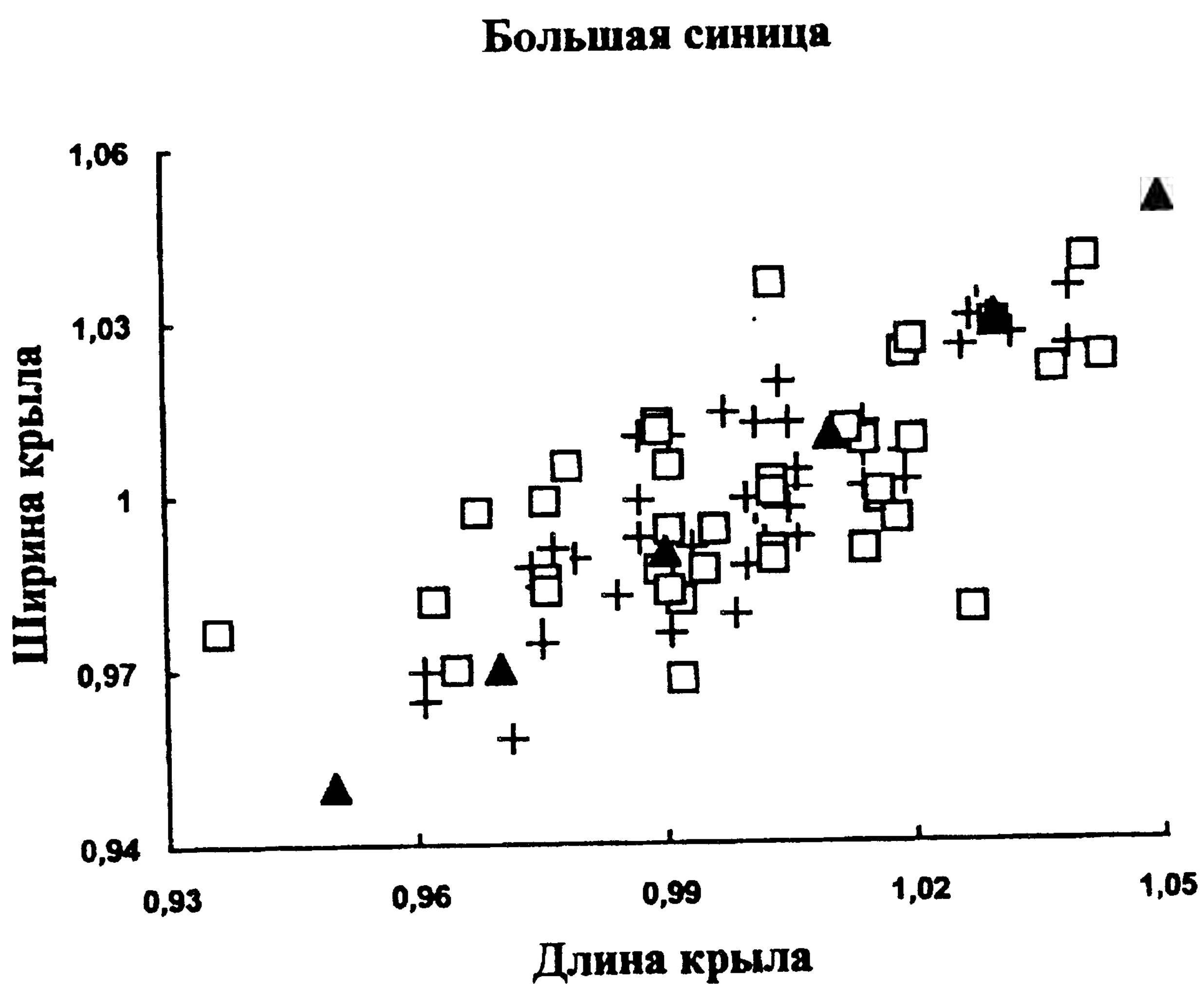


Рис. 35 (о к о н ч а н и е)

мых признаков. Подобное соотношение фенотипов наблюдается у половых групп других видов, например, у береговой ласточки, певчего дрозда и большой синицы (см. рис. 35). Возрастная структура у полов примерно одинакова, поэтому мы вправе по-

лагать, что описываемые различия обусловлены разным давлением отбора.

Особенности борьбы за существование у самцов, чаще реализующих активные формы поведения, особенно в репродуктивный период, предъявляют более жесткие требования к пропорциям признаков.

Вывод о регуляции отбором частот фенотипов с разным уровнем пропорциональности морфологических признаков подтверждается при анализе возрастных классов. У молодых самцов зяблика, имеющих полностью отросшее ювенильное оперение, в выборке хорошо заметно наличие диспропорциональных особей (рис. 36). У взрослых самцов (от двух лет и старше) пропорции признаков летательного аппарата в большей степени соответствуют оптимальным, причем на фоне их более сильной изменчивости. Примечательно, что с возрастом размеры крыла и хвоста у зяблика в результате линек изменяются, но пропорции сохраняются фактически полностью (см. параграф 3.5). Это свидетельствует о том, что увеличение доли пропорциональных особей у взрослых птиц происходит не за счет роста и "подгонки" размеров летательного аппарата, а за счет элиминации диспропорциональных фенотипов.

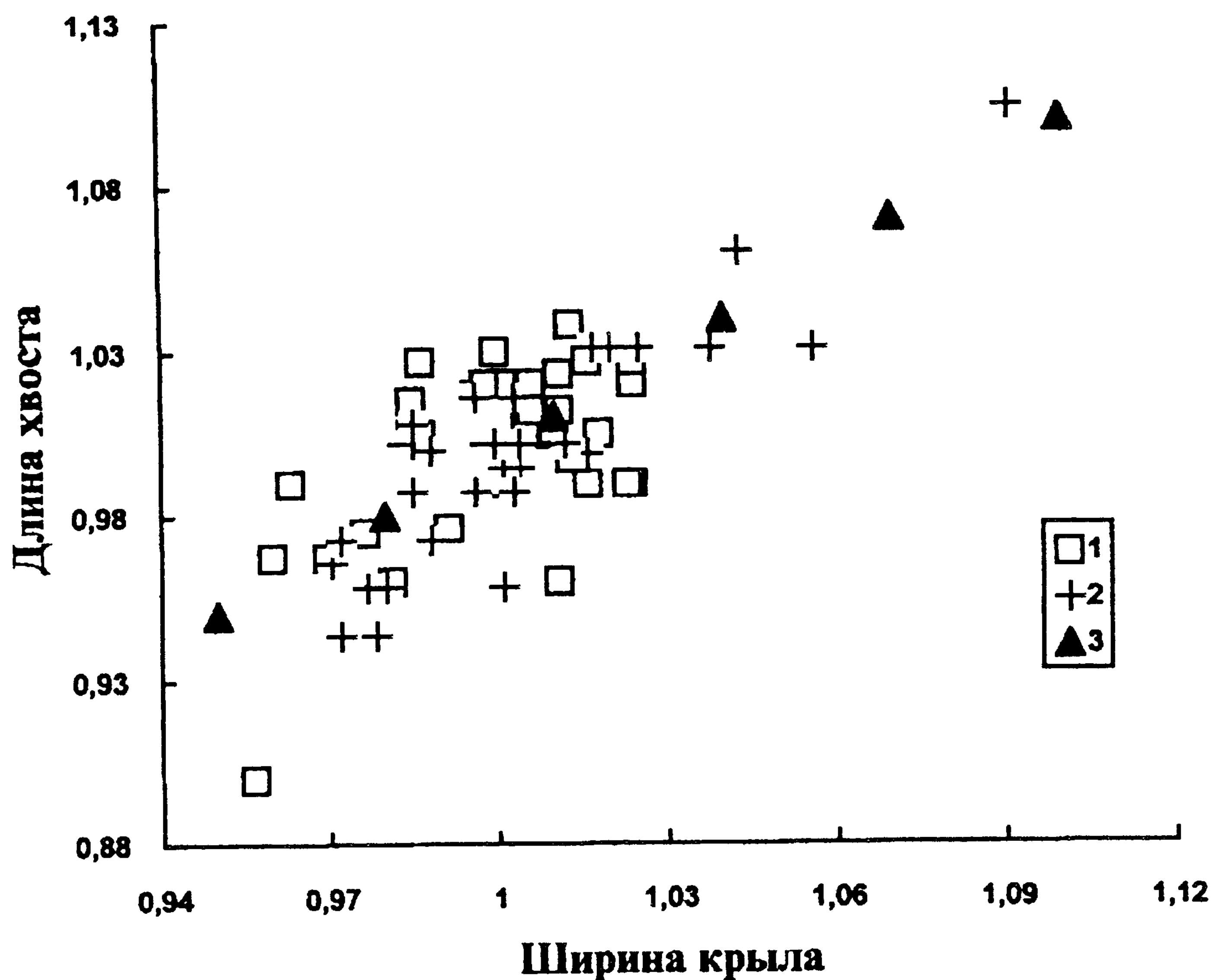


Рис. 36. Распределение фенотипов у молодых (*1*) и взрослых (*2*) самцов зяблика относительно оптимальных пропорций признаков (*3*)

Рассматриваемое в данном параграфе действие отбора можно продемонстрировать и сравнением группировок, обитающих в качественно различных условиях среды. Считается общепризнанным, что процветающие урбанизированные популяции птиц в значительной мере освобождаются от влияния стабилизирующего отбора. Это должно приводить помимо прочего к возрастанию морфологической изменчивости. Однако нам не удалось обнаружить подобного при анализе сходных по возрастной структуре выборок домового воробья из г. Воронежа и Воронежского заповедника (см. параграф 3.7). Что же касается пропорций признаков, то ослабление отбора в городских условиях видно вполне отчетливо (рис. 37). Здесь заметно выше доля особей, у которых пропорции признаков отклоняются от оптимальных.

Таким образом, анализ пар коррелирующих признаков, принадлежащих к определенным плеядам, представляет эффективный способ изучения действия отбора в природных популяциях птиц. Его разрешающая способность во многих случаях оказывается выше, чем изучение величины варьирования отдельных признаков.

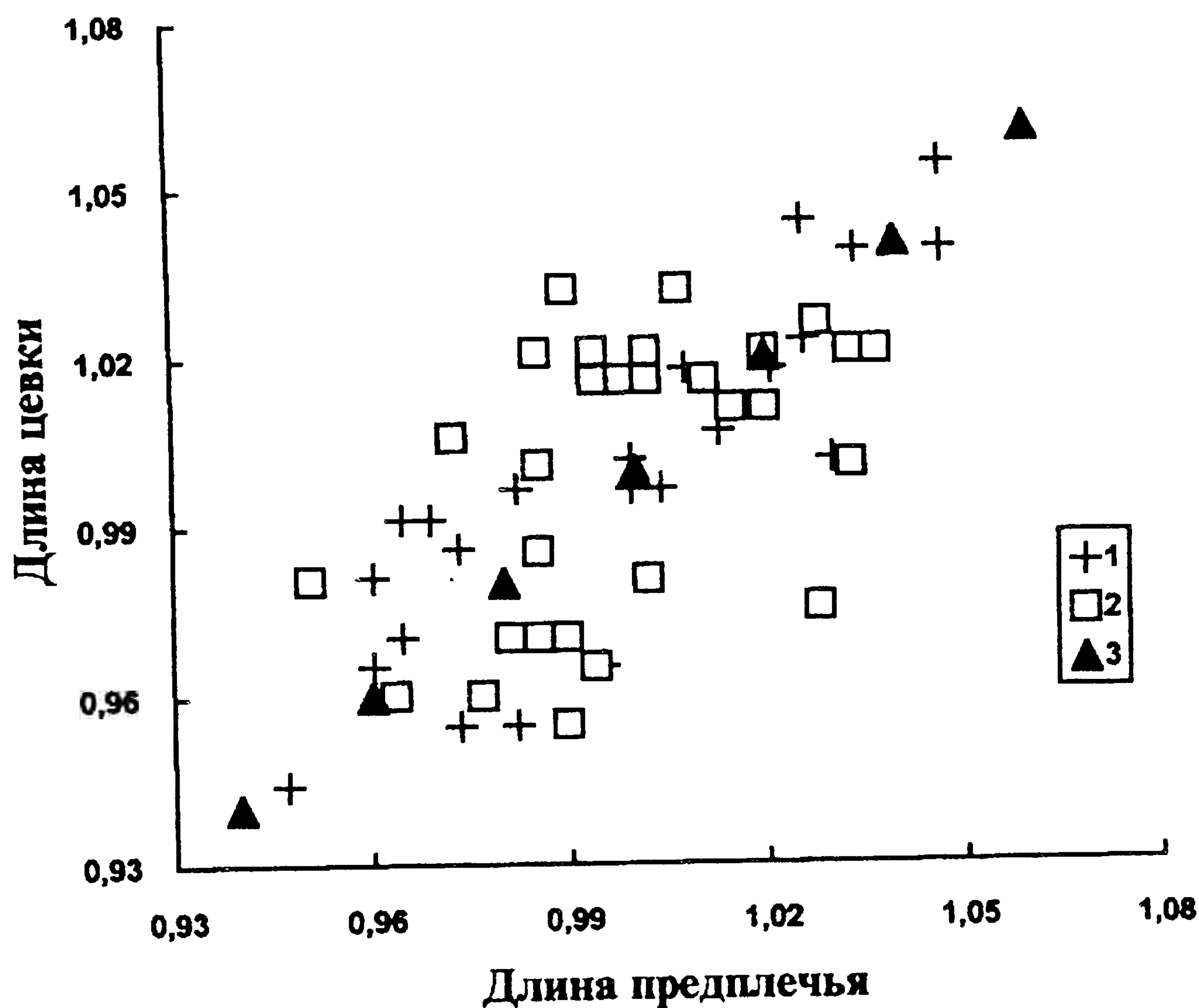


Рис. 37. Распределение фенотипов самцов домового воробья из заповедника (*1*) и города (*2*) относительно оптимальных пропорций признаков (*3*)

ГЛАВА 6
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПТИЦ В БИОМОНИТОРИНГЕ

6. 1. КОНЦЕПЦИЯ, СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

В связи с все усиливающейся антропогенной деятельностью возникла необходимость создания системы регулярных наблюдений за изменением биосферы. Такая система повторных наблюдений за состоянием окружающей природной среды в пространстве и во времени с определенными целями и подготовленной программой называется мониторингом (Израэль, 1979). Мониторинг предполагает следующие направления деятельности: наблюдение за факторами, влияющими на природную среду; оценка состояния природной среды; прогноз состояния природной среды, оценка прогнозируемого состояния. На основе базы данных мониторинга строится стратегия регулирования качества природной среды (Израэль и др., 1978; Израэль, 1979; Израэль, Соколов, 1981).

Комплексный экологический мониторинг в зависимости от масштаба обобщаемой информации подразделяется на уровни — глобальный, региональный и локальный. В то же время существуют разделы мониторинга, выделяемые по параметрам и методам наблюдения и оценки — это биологический, геохимический и геофизический (Керженцев и др., 1983; Ковда, Керженцев, 1983). Локальный мониторинг призван следить за состоянием окружающей среды в зоне действия конкретных промышленных предприятий. Региональный мониторинг охватывает своей деятельностью крупный регион с характерным типом производственно-территориального комплекса. Задача регионального мониторинга заключается в оценке суммарного эффекта воздействия на экосистемы всего хозяйственного комплекса. Глобальный мониторинг осуществляет слежение за общим состоянием биосферы.

При осуществлении мониторинга необходимо знать фоновое глобальное состояние биосферы и фоновое состояние для каждого региона или района. Это нужно также для определения

допустимого уровня воздействия антропогенных факторов на биологические системы, так как динамика фоновых значений не зависит от локальных нарушений экосистем. Данную задачу призваны выполнить биосферные заповедники (Израэль и др., 1977; Израэль, 1979). Программа экологического мониторинга в биосферных заповедниках состоит из следующих разделов: мониторинг загрязнений и других факторов антропогенного воздействия; мониторинг откликов биоты на антропогенное воздействие, в первую очередь на фоновые уровни загрязнения; наблюдения за динамикой функциональных и структурных характеристик естественных экосистем и их антропогенных модификаций (Израэль, 1979).

При экологическом мониторинге помимо изучения влияния хозяйственной деятельности на биологические системы не менее важным является выяснение воздействия обычных естественных абиотических и биотических параметров среды на фоне действия антропогенных факторов (Соколов, Ильенко, 1977). Кроме того, следует особо подчеркнуть, что все научные исследования в биосферных заповедниках необходимо проводить параллельно в ряду от естественных экосистем через сравнительно слабоизмененные территории к полностью трансформированному человеком ландшафту (Герасимов и др., 1976; Герасимов, 1977, 1982; Криницкий, 1978; Израэль, 1979; Пузаченко и др., 1983; Соколов и др., 1983; Исаков, 1984). В связи с этим территория биосферного заповедника включает в себя различные по охранному режиму зоны: ядро, буферная зона, зона восстановления и культурная зона.

Ядро представляет собой естественные, неизмененные, хорошо сохранившиеся экосистемы со строгим режимом охраны. Всякая хозяйственная деятельность запрещена. Здесь определяются фоновые характеристики состояния экосистем. Научные наблюдения допустимы только невозмущающими методами, они не должны нарушать естественный ход природных процессов. Буферная зона — территория ограниченной деятельности, она защищает ядро заповедника от антропогенного влияния. Разрешаются проведение опытных и экспериментальных работ, традиционные виды хозяйствования. Задача мониторинга здесь заключается в оценке влияния на экосистемы сравнительно слабого антропогенного пресса. Зона восстановления — ландшафты, нарушенные деятельностью человека и требующие работ по их вос-

становлению. Культурная зона имеет постоянные населенные пункты, ведется стабильная хозяйственная деятельность (Герасимов и др., 1976; Криницкий, 1982; Исаков, 1984).

6.2. БИОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ

Данные об уровнях загрязнения геофизической среды и биоты еще недостаточны для оценки состояния экосистем и компонентов, их составляющих (Ровинский, Буянова, 1982). Необходимо выяснение влияния всего комплекса химических, физических и биологических факторов на экосистемы и отдельные популяции (Израэль и др., 1977). Совокупный эффект воздействия загрязнителей на окружающую среду можно оценить только с применением биологических показателей (Филиппова и др., 1978). Таким образом, мониторинг состояния природной среды должен быть направлен прежде всего на решение биологической проблемы, т.е. он должен представлять систему контроля за изменениями окружающей среды и биологическими последствиями, вызванными этими изменениями (Федоров, 1974). Следовательно, необходимо иметь прямую информацию о реакции биологических систем на антропогенные воздействия. Получить ее можно путем организации биологического мониторинга.

Живые организмы, популяции и сообщества являются самым чувствительным аппаратом, способным реагировать даже на весьма незначительные изменения внешних факторов. Однако, несмотря на то, что биологический мониторинг — наиболее важная часть общей системы мониторинга, он, в силу ряда трудностей, наименее разработан методически. Это связано с многообразием жизненных форм, различной чувствительностью к факторам среды и разнокачественностью реакций компонентов биоты на однотипные воздействия, разномасштабностью пространственной и временной изменчивости биоты (Ровинский, Буянова, 1982; Керженцев и др., 1983).

Целью биологического мониторинга является количественное выявление с помощью биологических объектов физико-химических нагрузок на окружающую среду (Штеккер, 1982). Основное внимание должно быть уделено биологическим откликам живых систем на изменение внешней среды, а не изучению загрязнения или нарушений среды самих по себе (Федоров, 1979; Захаров, Кларк, 1993). Критерии качества окружающей среды следует оценивать только и исключительно с учетом потребностей живых организмов (Николаевский, 1982).

Биологический мониторинг, исходя из представлений о структуре и иерархии живой материи, осуществляется на нескольких уровнях: молекулярно-генетическом, онтогенетическом, популяционно-видовом и биоценотически-биосферном (Федоров, 1974; Израэль, 1979; Яблоков, Остроумов, 1983; Бурдин, 1985). Последствия антропогенных воздействий на экосистемы в итоге находят отражение в популяциях, как элементарных биологических единицах со своей эволюционной судьбой (Дубинин, Алтухов, 1977). Оценка биологических последствий загрязнения природной среды в системе биологического мониторинга должна производиться прежде всего на популяционном уровне (Абакумов, 1980). В связи с этим в последнее время большое внимание уделяется организации мониторинга на популяционном уровне, при котором дается оценка состояния природных популяций. В зависимости от конкретной программы мониторинга различными исследователями рекомендуется достаточно широкий набор показателей популяционного уровня: динамика численности; территориальное распределение; половозрастной состав; динамика генотипического состава; продолжительность жизни и смертность; изменения в репродуктивном цикле и интенсивности размножения; билатеральная симметрия в распределении признаков; изменения в эмбриональном и постнатальном развитии; закономерности морфологической изменчивости; аллометрические параметры роста (Федоров, 1976; Соколов, Ильенко, 1977; Герасимов, 1978; Бурдин, 1985; Захаров, 1981, 1987).

Для целей биологического мониторинга пригодны не все показатели, а лишь те, которые отвечают определенным требованиям: они должны обязательно относиться только к процессам с гомеостатическими механизмами; характеризовать неспецифический отклик по отношению к различным возмущающим факторам; быть интегральными и хорошо измеримы инструментально (Федоров, 1976, 1979). Весьма желателен и важен поиск показателей, позволяющих обнаружить даже незначительные изменения среды, которые пока слабо влияют на жизнеспособность организмов (Захаров, 1981). Обоснованный выбор переменных для биологического мониторинга еще далеко не осуществлен (Бурдин, 1985). К основным требованиям, предъявляемым к методам оценки состояния популяций, относятся следующие: хорошая доступность; применимость для разных организмов и для разных видов антропогенного воздействия; высокая чув-

ствительность; универсальность используемых показателей (Захаров, 1987).

Большое место в системе биологического мониторинга занимает биоиндикация. В настоящее время здесь выделяются три главных направления: индикация действия на организм естественных природных факторов; индикация чрезмерной эксплуатации биологических ресурсов; индикация загрязнения экосистем и других антропогенных воздействий (Криволуцкий и др., 1983). Материалы биоиндикаторных исследований зачастую позволяют получить более полную информацию о состоянии окружающей среды, чем целый ряд физико-химических характеристик. Это обусловлено тем, что животные и растительные организмы постоянно контактируют с загрязнителями, испытывают на себе воздействие комплекса привнесенных отрицательных факторов. Физико-химические исследования же периодичны и всегда учитывают ограниченное число параметров. Например, сообщества почвенных беспозвоночных проявляют реакцию на антропогенные изменения среды задолго до того, как их можно обнаружить путем химических анализов почвы (Гиляров, 1965).

Животные-биоиндикаторы на уровне отдельных видов должны отвечать определенным требованиям: высокая численность, интенсивный обмен веществ, большая продолжительность жизни, высокая плодовитость, оседлость, сравнительно небольшой индивидуальный участок обитания, постоянный контакт с изучаемым воздействующим антропогенным фактором, возможность сбора массового полевого материала, достаточно высокая чувствительность животного к изучаемому фактору, сравнительно крупные размеры (Новакова, 1980).

Организация мониторинга в биосферном заповеднике включает в себя несколько этапов (Соколов и др., 1983). На первом этапе производится инвентаризация материалов о заповеднике и примыкающих территориях. Выявляются источники воздействия на окружающую среду, в итоге формируется представление о состоянии экосистем. На втором этапе подбираются объекты наблюдения, это прежде всего индикаторные виды, их структурные характеристики и морфологические признаки. В задачу третьего этапа входит непосредственно организация наблюдений, при этом для животных необходимы: оценка динамики численности и биомассы, плодовитости, половозрастная структура,

оценка физиологического состояния по морфофизиологическим признакам, фенологическая и этологическая характеристики, слежение за миграцией, трофические связи, выявление индикаторных видов, изучение биоэнергетической роли. На четвертом этапе организуется служба оперативного предупреждения органов контроля и управления о нежелательных изменениях природной среды.

Итак, биологический мониторинг является наиболее важной составной частью общей системы экологического мониторинга. Это положение основано на том, что только по реакции биологических объектов можно судить об изменениях качества окружающей среды. Трудности осуществления биомониторинга на различных уровнях организации живой материи заключаются в обоснованном выборе объектов и параметров наблюдений. В связи с этим достаточно стройная система биомониторинга в настоящее время еще не создана. Важное место в рассматриваемом аспекте занимает направление, изучающее ответную реакцию биоты на антропогенные воздействия на популяционном уровне.

6.2.1. Орнитологический мониторинг

Птицы, как индикаторы состояния среды, по сравнению с некоторыми другими группами живых существ, обладают целым рядом преимуществ. Сюда, в первую очередь, относятся легкость обнаружения и наблюдения, относительно устойчивые территориальные отношения, приуроченность развития птенцов к определенному локальному участку, большое экологическое разнообразие, гомойотермность, большая интенсивность обменных процессов, четкая связь между изменениями среды и динамикой популяционных показателей; в сборе информации о птицах может принимать участие большое количество людей (Ильичев, Галушин, 1978; Rutschke, 1986; Walcott, 1987). В программы орнитологического мониторинга входит изучение следующих вопросов: динамика численности популяций по сезонам года и в различных биотопах; динамика структуры сообществ гнездящихся птиц; продуктивность размножения; аккумуляция загрязнителей в организме (для индикаторных видов); распространение птиц; анализ атипических форм поведения; регистрация орнитологических явлений; слежение за миграцией; смертность (Кулигин, 1978; Приедниекс и др., 1986; Svensson, 1979; Tiainen, 1984).

Мониторинг популяций птиц, численность которых снижается, необходимо осуществлять в следующей последовательности. Сначала оценивается уровень размножения популяции, в случае его соответствия ожидаемому определяется степень занятости мест для размножения. Если заняты все территории или есть неразмножающаяся часть популяции, можно предполагать недостаток мест для размножения. При нормальном уровне перечисленных выше параметров следует ожидать избыточную зимнюю смертность в популяции (Temple, 1988). Суммарное влияние нарушений ландшафтов на птиц можно оценить только географическими методами мониторинга. Они сводятся к оценке состояния населения птиц в различных стадиях сукцессий и необратимых трансформаций (Равкин, 1988). Для этого необходим сбор большого материала по численности и пространственно-временной изменчивости населения птиц больших регионов.

Для биоиндикации степени нарушенности отдельных наземных экосистем предпочтительно использовать сообщество птиц в целом. При этом анализируются такие его характеристики, как видовой состав, структура доминирования, плотность населения, биомасса, выравненность сообщества и др. (Морозова, 1986; Дурнев, 1988; Яминский, Тарлецкая, 1988; Blondel, 1981; Erdelen, 1982; Rutschke, 1986). Например, сообщества птиц антропогенных лесов претерпевают значительные изменения, часто прямо зависящие от степени трансформации лесных биогеоценозов. Прежде всего происходит обеднение видового состава, исчезают большинство хищных птиц, куриные, некоторые представители других систематических групп. Снижается численность птиц, гнездящихся на земле, а также птиц, чутко реагирующих на фактор беспокойства. В то же время возрастает численность экологически пластичных, синантропных или склонных к синантропизации видов: врановых, некоторых видов дроздов, синиц, воробьев, голубей и др. В результате наблюдается коренное изменение структуры птичьего населения, она становится качественно иной, чем в естественных экосистемах. Для оценки названных характеристик необходимо проведение абсолютных количественных учетов гнездящихся птиц. Рекомендуется использовать (Приедниекс и др., 1986) следующие методы учета численности: комбинированный метод картографирования, метод финских линейных трансектов, метод точечных учетов с продолжительностью учета пять минут в одной точке. Анализ динамики сооб-

щества птиц должен обязательно входить в программы орнитологического мониторинга.

Определенное место принадлежит птицам в биоиндикации загрязненности экосистем вредными химическими веществами. Виды-индикаторы должны отвечать следующим требованиям: тесная связь с местообитанием, многочисленность, оседлость (при необходимости круглогодичной индикации), широкая распространенность, эвритопность, легкая определимость, стабильность численности во времени, постоянный спектр питания, невысокие экономические затраты на изучение (Нанкинов, 1978; Kooiker, 1986). Некоторые дуплогнездники (большая синица, московка, мухоловка-пеструшка, обыкновенная горихвостка) проявляют четкую реакцию на загрязнение воздуха различными химическими загрязнителями (Книстаутас, 1983; Бельский и др., 1995; Безель и др., 1998). В зависимости от степени загрязненности у этих видов заметно изменяются плотность населения, репродуктивные показатели, некоторые оологические характеристики.

Хорошими индикаторами загрязненности экосистем ядохимикатами являются хищные и рыбоядные птицы, занимающие верхние звенья трофических цепей. Ядохимикатов и их производных, накапливаемых этими птицами в тканях и яйцах, достаточно для надежного количественного и качественного анализа (Ильичев, Галушин, 1978). Подходящими биоиндикаторами тяжелых металлов в экосистемах могут служить обыкновенная сорока и тетеревятник (*Accipiter gentilis*), накопление тяжелых металлов определяется в маховых и рулевых перьях (Kooiker, 1986; Ellenberg, Kühnast, 1988). Существует экспоненциальная зависимость между расстоянием от источника загрязнения и концентрацией тяжелых металлов в перьях. Анализ перьев индикаторных видов дает хорошие результаты, не требует больших технических и финансовых затрат, поэтому он является перспективным методом биомониторинга. Кроме того, на высокую загрязненность среды ядохимикатами могут указывать: гибель птиц; уменьшение их веса; малая подвижность; нарушение фенологии; снижение успешности размножения за счет высокой доли неоплодотворенных яиц; утончение скорлупы яиц; гибель эмбрионов и меньшая жизнеспособность птенцов; снижение численности отдельных видов; территориальные перемещения (Ильичев, Галушин, 1978). При оценке влияния большинства загрязнителей на популяции

птиц наиболее важно получить данные по продуктивности: величине кладки, успешности размножения, выживаемости молодых особей до возраста первого размножения (Джонсон, 1975). Одним из методов определения мутагенности химических загрязнителей является регистрация уровня аберраций хромосом в анафазах. Так, динамика мутагенеза в соматических клетках озерных чаек прямолинейно зависит от накопленных в их органах количеств ДДТ и его метаболитов (Синкявичус, 1988).

Приведенный материал свидетельствует о том, что птицы являются удобным и информативным объектом для биологического мониторинга состояния окружающей среды. Биологические особенности птиц позволяют во многих случаях с меньшими затратами регистрировать изменения экологической ситуации, чем при использовании других объектов. Большое разнообразие птиц, заселенность ими практически всех типов экосистем суши и широкая распространенность в морских биомах предполагают их глобальное применение в рассматриваемом аспекте. К настоящему времени хорошо теоретически разработанными и практически апробированными можно считать показатели, относящиеся к оценке антропогенной нарушенности экосистем по динамике количественных и структурных характеристик сообщества птиц. Сюда же можно отнести оценку уровня загрязненности среды ядохимикатами и отчасти тяжелыми металлами посредством определения содержания загрязнителей в тканях и органах индикаторных видов. Индикаторная роль морфологической изменчивости изучена недостаточно.

6. 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ

Влияние естественных и антропогенных факторов внешней среды на развитие морфологических структур у птиц ограничено. Тем не менее оно существует и весьма важно его обнаружить и определить количественно, так как физиологические характеристики и требования к качеству среды у гомойотермных животных в наибольшей степени сходны с человеческими. Кроме того, признаки внешней морфологии обладают большой доступностью для изучения, что предполагает их широкое применение. Предметом анализа в биомониторинговых работах обычно является ненаследственная изменчивость, исключение составляют лишь мутационные изменения структур, вызываемые радиационным

или определенного вида химическим загрязнением. Проявления ненаследственной изменчивости многообразны (Майр, 1968), для нас же интерес представляет ее экологическая составляющая, инициируемая антропогенными нарушениями внешней среды. Учету подлежат также тератологические варианты патологической изменчивости, как наиболее сильные нарушения развития, вызываемые физическими и химическими загрязнителями.

Большое значение в осуществлении локального и регионального мониторинга имеет правильная организация экспериментальных работ. Обязательным является наличие опытных и контрольных площадок, на которых производится сбор материала по единой методике. Закладка площадок осуществляется с соблюдением определенных условий. Так, при выяснении влияния на птиц загрязнения, исходящего от конкретного промышленного предприятия, или совокупного действия антропогенных факторов, например, свойственных урбанизированным территориям, обычно поступают следующим образом (Книстаутас, 1983; Венгеров, 1992а; Бельский и др., 1995; Нумеров, Венгеров, 1997). Одну из опытных площадок размещают в зоне наибольшего антропогенного влияния, где следует ожидать наиболее сильное воздействие возмущающих факторов. Если в качестве модельных видов используются птицы-дуплогнездники, то это достаточно легко осуществимо, необходимо только наличие более или менее подходящего лесного участка, на котором развешиваются искусственные гнездовья. При работе с открытогнездящимися видами подбирают расположенные поблизости местообитания, где эти виды гнездятся в достаточном количестве. Размеры площадок во всех случаях устанавливаются таким образом, чтобы обеспечить сбор материала, достаточного для статистической обработки.

Местоположение контрольной площадки должно отражать фоновое влияние антропогенных факторов на биоту. Ее удаление от опытной определяется в каждом конкретном случае, но обычно не превышает двух-четырех десятков километров. При локальном мониторинге значение имеют роза ветров и характер загрязнения. Оптимальным вариантом ее расположения служат заповедники, где имеются экосистемы, максимально приближенные к естественным; для лесных территорий это участки коренных насаждений. Однако такая возможность есть далеко не всегда, поэтому ограничиваются выбором относительно слабоизмененных человеческой деятельностью местообитаний. Еще одну

площадку размещают в переходных условиях, где действие антропогенных факторов выражено относительно слабо. Перечисленных трех площадок вполне достаточно для выявления реакции популяции на изменение среды.

Исходная биотопическая принадлежность мест расположения площадок, по возможности, должна быть как можно более сходной. Тем самым удастся избежать помех, привносимых естественной биотопической изменчивостью, которая в некоторых случаях может быть достаточно сильной. Особенно следует остерегаться сравнения выборок из пойменных и плакорных местообитаний, как наиболее разнокачественных. Влияния хронографической изменчивости удается избежать единовременным сбором материала на всех площадках. Кроме того, следует учитывать влияние сезонных факторов и в анализ включать только данные, полученные в начале и разгаре размножения, поскольку известно, что поздние выводки у птиц по многим параметрам отличаются от ранних и модальных.

Все сказанное выше относится к морфологическим характеристикам яиц и птенцов, которые берутся в период размножения. Иные требования предъявляются к сбору материала по ювенильным и взрослым птицам. Здесь главный критерий — оседлость. В отношении ювенильных птиц материал может быть взят практически по всем видам в период, когда птицы еще находятся вблизи своих гнездовых участков, т.е. до начала послегнездовых кочевок. Что касается взрослых птиц, то соответствующие исследования возможны лишь по немногим видам.

Среди многих ооморфологических характеристик наибольшее применение в биомониторинге нашла толщина скорлупы, которая сильно утончается при накоплении в организмах птиц определенного количества пестицидов (ДДТ/ДДЕ). В результате происходит гибель яиц от механических повреждений, причиняемых насиживающими птицами. Вследствие биоаккумуляции, наибольшей концентрации загрязнители достигают у видов, находящихся на вершинах трофических цепей. Обзор работ с использованием данного показателя сделан В. Д. Ильичевым и В. М. Галушиным (1978).

Помимо толщины скорлупы для оценки состояния популяций птиц может быть использован еще ряд характеристик, однако мы остановимся лишь на признаках внешней морфологии, как легкодоступных для изучения и не требующих изъятия яиц из природы. Наиболее информативными являются линейные размеры

и величина яйца; оценку величины дают масса и объем. Положительный момент в исследовании данных признаков состоит также в том, что они точно измеримы, ошибка исследователя здесь минимальна. Масса, как известно, изменяется в процессе инкубации, поэтому чаще используется объем. Его можно определить непосредственно с помощью специального прибора (Болотников, Тарасов, 1977), действие которого основано на известном законе, или рассчитать по формуле (см. параграф 2.2) по имеющимся значениям длины и диаметра яйца. Последние измеряют непосредственно на яйце или на фотографии (Костин, 1977; Мянд, 1988). Для сравнения выборок вычисляют средние арифметические значения признаков. Изменчивость размеров яиц невелика, эти параметры находятся под жестким контролем стабилизирующего отбора, поскольку величина яиц в определенной мере влияет на жизнеспособность вылупляющихся птенцов. В связи с этим обнаруживаемая разница средних значений между биотопическими группировками по абсолютному выражению мала.

Размеры и величина яиц во внутрипопуляционной изменчивости не зависят от размеров экстерьерных признаков, но часто положительно коррелируют с массой самок (см. параграф 4.6). Последняя характеризуется достаточно сильной индивидуальной и групповой изменчивостью, регулируемой в гнездовой период помимо прочих факторов кормовыми условиями местообитания. Отсюда существует отчетливая положительная связь между данными условиями и величиной откладываемых птицами яиц, что подтверждено многочисленными исследованиями (см. параграф 4.3.2). В большинстве случаев антропогенные нарушения экосистем, прежде всего химическое загрязнение, приводят к ухудшению кормовых условий, и размеры яиц у птиц уменьшаются. Кормовые условия характеризуются наличием необходимых пищевых объектов и их доступностью. Видимо, загрязнители оказывают отрицательное влияние на пищевые объекты птиц, существенно снижая их численность. Возможно также и непосредственное влияние загрязняющих веществ на организмы самок, заключающееся в нарушении физиологических процессов формирования яиц. Естественно, что кормовые условия изменяются и под воздействием естественных причин, поэтому при проведении исследований влияние последних необходимо учитывать. Это достигается путем соответствующего биотопического размещения контрольных и опытных площадок.

Некоторые виды антропогенного воздействия, такие, как рекреационное использование лесов, нарушения напочвенного по-

крова при лесокультурных мероприятиях, косвенное создание условий для массового размножения некоторых беспозвоночных, наконец, пищевые отходы, повышают обилие и доступность кормов. В этих условиях у отдельных видов птиц регистрируют увеличение размеров яиц.

Форма яйца описывается индексами, которые представляют собой определенные соотношения метрических характеристик (см. параграф 2.2). Так, общеупотребительным является индекс формы или удлиненности (округленности) яйца ($D/L \times 100$), показывающий, в какой мере яйцо отличается от шара по соотношению главных взаимно перпендикулярных осей. Биотопическая изменчивость формы яйца также отмечалась исследователями, однако она в общем оказывается связанной с изменениями размеров яиц. Поэтому нами сделан вывод, что возрастание, например, степени удлиненности яиц будет указывать на улучшение условий размножения лишь в том случае, если оно происходит параллельно с увеличением размеров яиц (Венгеров, 1996). Если же удлиненность яиц вызвана уменьшением их диаметра, то это указывает на ухудшение условий размножения. Что касается других индексов формы, то точных количественных данных их изменений при антропогенных нарушениях среды еще мало для того, чтобы рекомендовать их для целей биомониторинга. Однако имеются отдельные сведения, свидетельствующие о возможности существенной деформации формы птичьих яиц в условиях промышленного загрязнения. Поэтому необходимо дальнейшее накопление фактического материала в этом направлении.

Мало данных и по изменению окраски яиц у птиц при антропогенной трансформации местообитаний. Интерес здесь представляет густота рисунка, оцениваемая как доля поверхности яйца, имеющая отличную от фона окраску. Немногочисленные результаты свидетельствуют, что густота рисунка в условиях химического и радиоактивного загрязнения снижается (Книстаутас, 1983; Кусенков, 1993 и др.).

Среди компонентов изменчивости яиц (см. параграф 4.1) в рассматриваемом аспекте наибольший интерес представляет внутрикладковая изменчивость. В естественных условиях птицам свойствен ее определенный уровень, как правило невысокий и меньший по вкладу в общую изменчивость, чем межкладковый компонент. Величина внутрикладковой изменчивости яиц отдельной кладки зависит от физиологического состояния самки, меняющегося под воздействием факторов организменной и внеш-

ней среды. При ухудшении погодных и кормовых условий, загрязнении, происходит увеличение степени изменчивости яиц внутри кладки (см. параграф 4.4), поэтому ее можно использовать для оценки состояния популяции. В качестве анализируемых признаков берутся те же параметры размеров и формы яйца, что и при изучении средовых изменений их абсолютных значений.

Практически не разработанным является вопрос об использовании в биомониторинге экстерьерных количественных и качественных признаков. Обобщенные в главе 3 данные по изменчивости птиц позволяют в некоторой мере восполнить этот пробел. Обратимся сначала к окраске оперения. Существенный интерес здесь представляют приобретенные в онтогенезе изменения, которые указывают на нарушение физиологических процессов в организмах. К ним прежде всего относятся случаи частичного альбинизма (лейцизма), регистрируемые у птиц на урбанизированных территориях. В г. Воронеже среди исследованных нами особей домового воробья таких птиц не обнаружено, возможно, вследствие небольшой величины выборки. Однако в г. Москве, по уже цитировавшимся материалам А. И. Ильенко (1976), частичные альбиносы встречаются у домового воробья с частотой от 0,5 до 4,3 %, варьирующей в зависимости от пола птиц и района взятия проб. Особо следует подчеркнуть, что среди молодых птиц описываемые нарушения окраски оперения встречаются значительно реже и имеются непосредственные данные о появлении у одной особи белых перьев только после очередной линьки во взрослом состоянии. Это свидетельствует о негенетическом характере частичного альбинизма, и его проявление связывают с кормовым рационом, что косвенно подтверждается наличием подобной изменчивости окраски у диких птиц многих видов, длительно содержащихся в неволе. Не исключено также, что наряду с несбалансированным питанием определенную роль играют и какие-то химические загрязнители, попадающие с кормом в организм птиц. В любом случае рассматриваемая аномалия окраски оперения указывает на наличие неблагоприятной тенденции в состоянии популяции.

Широкое применение для оценки состояния популяций животных находит величина флуктуирующей асимметрии морфологических структур (Захаров, 1987; Захаров,Кларк (ред.), 1993; Захаров, Крысанов (ред.), 1996 и др.). Она оценивает стабильность индивидуального развития, т.е. дает онтогенетическую характеристику состояния популяции, что отличает ее от всех других показателей, основывающихся на изменчивости морфологи-

ческих признаков. В орнитологии изучение флуктуирующей асимметрии только начинается, однако уже сейчас можно говорить о перспективности разработки данного направления для решения некоторых экологических и природоохранных проблем. Предметом анализа здесь выступают, как правило, только признаки внешней морфологии, поскольку умерщвление птиц в большинстве случаев недопустимо. В настоящее время имеется опыт изучения асимметрии признаков оперения и фолидоза ног (см. параграф 3.8). Так, проведенное нами сравнение выборок домового воробья из г. Воронежа и Воронежского заповедника показало, что на урбанизированной территории уровень флуктуирующей асимметрии числа щитков на пальцах достоверно выше. Следовательно, в городских условиях действуют какие-то средовые факторы, скорее всего, это химическое загрязнение, которые снижают стабильность индивидуального развития у данного вида. В этом отношении состояние урбанизированной популяции менее благополучное, чем сельской. Дестабилизирующее влияние факторов, видимо, уже не распространяется на птиц, размножающихся в пригородных лесах. Уровень асимметрии фолидоза пальцев у птенцов большой синицы здесь такой же (среднее число асимметричных признаков на особь составляет $0{,}41 \pm 0{,}08$, $n = 61$), как и в заповедном лесу ($0{,}38 \pm 0{,}09$, $n = 53$).

Биотопическая изменчивость абсолютных значений экстерьерных количественных признаков у птиц чаще всего отсутствует. В случае обнаружения различий интерпретировать их с точки зрения влияния факторов внешней среды необходимо с большой осторожностью. В отношении признаков, изменяющихся с возрастом, должна быть уверенность в одинаковом возрастном составе сравниваемых выборочных совокупностей. Для взрослых птиц отряда воробьинообразных названное условие трудно выполнимо, поскольку точное определение возраста у них после первой послебрачной линьки чаще всего невозможно. В параграфе 3.7 показано, что домовые воробьи обоих полов из г. Воронежа имеют достоверно бóльшие размеры признаков летательного аппарата (длина и ширина крыла, длина хвоста), чем воробьи из Воронежского заповедника. Однако мы знаем (см. параграф 3.5), что данные признаки у взрослых птиц изменяются в процессе линек, причем чаще в сторону увеличения размеров. Поэтому описываемые различия могут быть следствием как лучшей обеспеченности кормовыми ресурсами городских птиц, так и более высокой доли в популяции особей старших возрастных

классов. Вместе с тем многие скелетные признаки достигают конечных размеров уже в птенцовом возрасте, и увеличение размеров предплечья и цевки у самцов домового воробья из города может быть объяснено условиями среды. Однако у самок изменения подобных признаков имеют противоположную направленность (см. параграф 3.7).

Сравнение биотопических группировок взрослых особей осложняется также большой территориальной подвижностью птиц. Ежегодно происходит перераспределение птиц по местам гнездования, степень которого обычно неизвестна. Это не имеет значения у некоторых строго оседлых видов (домовый воробей), если группировки достаточно удалены друг от друга. Но таких видов очень мало, поэтому изучение изменений количественных признаков лучше проводить на птенцах перед их вылетом из гнезда. В этом случае различия между выборками почти полностью обусловливаются неодинаковыми условиями среды. Например, у птенцов некоторых видов дуплогнездников в загрязненной тяжелыми металлами среде отмечено достоверное уменьшение массы тела, длины крыла и хвоста (Бельский и др., 1995; Caminski, 1992). Учитывая, что названные характеристики оказывают влияние на выживаемость птенцов после оставления гнезда, можно констатировать существенное ухудшение состояния популяции в этих условиях.

Таким образом, в орнитологическом мониторинге может быть использован целый ряд морфологических показателей. На неблагополучное состояние популяции указывают следующие их изменения: утончение скорлупы яиц, уменьшение размеров яиц, деформация их формы, снижение степени пигментированности яиц, увеличение внутрикладковой изменчивости яиц, наличие в популяции частичного альбинизма в окраске оперения, повышение уровня флуктуирующей асимметрии морфологических структур, уменьшение размеров и массы птенцов. В заключение следует отметить, что оценки состояния популяции, произведенные на основе анализа морфологической изменчивости и на основе экологических характеристик (численность, продуктивность размножения) по направленности могут не совпадать. Такая ситуация вполне нормальна до тех пор, пока морфологические изменения не превзошли определенный порог, после которого начинается резкое снижение жизнеспособности организмов.

15. Заказ 3114

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологически разнородные виды воробьиных птиц имеют сходный уровень индивидуальной изменчивости по совокупности экстерьерных признаков. Освоение широких экологических ниш у большинства видов происходит за счет способности каждой особи использовать почти весь диапазон ресурса популяции. Лишь в специфических экологических условиях островов, заключающихся в слабой межвидовой конкуренции, виды с широкой пищевой нишей характеризуются повышенной изменчивостью размеров клюва.

Ведущая роль в изменчивости внешних морфологических признаков яиц принадлежит индивидуальным особенностям самок (межкладковой изменчивости). Степень индивидуальной изменчивости размеров и формы яиц в межвидовом сравнении проявляет зависимость от абиотических и биотических условий размножения; их нестабильный характер ведет к возрастанию изменчивости. Индивидуальная изменчивость окраски яиц представляет собой проявление генетического полиморфизма. По поддержанию динамического равновесия он, видимо, в большинстве случаев относится к гетерозиготному полиморфизму, а у отдельных видов имеет явный адаптационный характер.

Корреляционные плеяды экстерьерных количественных признаков у воробьиных птиц соответствуют их принадлежности к определенным морфофункциональным конструкциям, т.е. организация плеяд связана с экологическими функциями признаков. Экологически пластичным видам свойственна универсальная структура корреляций экстерьерных признаков и индексов. Это обусловлено сложным и разнообразным характером взаимодействий данных видов с внешней средой. Межвидовая изменчивость уровня взаимосвязей в плеяде признаков летательного аппарата определяется реализуемым типом полета в соответствии с экологическими и морфологическими особенностями видов. Низкая корреляция размеров клюва у птиц является одним из факторов, способствующих снижению изменчивости его общей величины и формы.

Корреляция длины и диаметра яйца обусловлена особенностями формирования этих признаков в яйцеводе и опосредованной их взаимосвязью через объем яйца. Структура корреляций метрических признаков яиц у воробьиных птиц обладает боль-

шим сходством, однако на этом фоне просматривается тенденция ее большей общности у экологически пластичных видов.

Размеры тела самок у птиц (исключая массу) и размеры откладываемых ими яиц на внутривидовом уровне почти не коррелируют. Это защищает размеры яиц от воздействия внутренних факторов, определяющих формирование габитуальных признаков. Корреляция массы тела самок и величины яиц отражает ее зависимость преимущественно от состояния энергетического баланса организма.

Морфологическая изменчивость взрослых птиц нескольких поколений выше изменчивости молодых птиц, принадлежащих к одному поколению. Взрослые птицы отличаются более сильной корреляцией признаков в морфофункциональных конструкциях, что является результатом действия стабилизирующего отбора. В определенных границах отбором сохраняются все вариации абсолютных значений функционально связанных признаков, но только при условии их согласованной изменчивости.

В изменчивости и корреляции морфологических признаков воробьиных птиц существуют половые различия; самцам часто свойственна более сильная корреляция признаков и нередко бóльшая их изменчивость. В этой половой группе стабилизирующий отбор более жесткий по отношению к степени согласованной изменчивости признаков и менее жесткий по отношению к размаху варьирования абсолютных значений признаков. Описываемые различия обусловливаются спецификой взаимодействий полов с внешней средой и, вероятно, действием полового отбора.

Популяции птиц, населяющие урбанизированные территории, с течением времени приобретают наследуемые морфологические особенности, преимущественно в окраске оперения. Наряду с этим у городских птиц происходят негенетические изменения окраски и других морфологических характеристик, вызываемые факторами нарушенной среды. Ослабление интенсивности стабилизирующего отбора в прогрессирующих городских популяциях приводит к снижению корреляций экстерьерных признаков.

Хронографические изменения размеров яиц в популяции в естественных местообитаниях чаще всего обусловливаются абиотическими и биотическими особенностями сезона размножения, способными оказывать существенное влияние на состояние трофической обстановки.

В нарушенных местообитаниях изменения размеров яиц у различных видов могут не совпадать по направленности. Это свидетельствует о том, что одни и те же антропогенные преобразования экосистем неоднозначно воспринимаются видами. Для некоторых из них они оказываются благоприятными по изучаемым параметрам, для других нет, что обусловливается степенью соответствия обстановки местообитания экологическим требованиям вида.

Изучение флуктуирующей асимметрии у птиц возможно по размерам и окраске перьев, неметрическим вариациям фолидоза. Уровень асимметрии признаков фолидоза пальцев у воробьиных птиц зависит от степени филопатрии и закономерно возрастает у видов, склонных к ежегодной смене мест гнездования. Есть основания полагать, что наблюдаемая изменчивость отражает степень межпопуляционного потока генов. Во внутривидовой изменчивости наблюдается увеличение асимметрии фолидоза у популяций птиц с урбанизированных территорий.

Внутрикладковая изменчивость яиц представляет собой одну из форм внутрииндивидуальной изменчивости. Уровень и направленность изменчивости яиц в кладке у различных видов и популяций обусловливается неоднозначными физиологическими и экологическими причинами. Адаптивное значение данной изменчивости определяется ее влиянием на выживаемость птенцов в выводке. Виды и популяции, размножающиеся при нестабильных (неблагоприятных) условиях внешней среды, часто отличаются повышенной вариабельностью размеров яиц в кладке.

Действие стабилизирующего отбора в природных популяциях птиц может быть выявлено путем анализа уровня изменчивости количественных и качественных признаков. Наиболее эффективным в этом отношении является анализ корреляции пар признаков в отдельных корреляционных плеядах, поскольку отбор на сохранение пропорций признаков в рамках существующего размаха изменчивости наиболее жесткий.

Морфологические показатели птиц могут находить широкое применение в биологическом мониторинге. Наибольшей информативностью обладают ооморфологические признаки, уровень асимметрии морфологических структур, размеры и масса птенцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумов В. А. Прокариоты и облигатно агамные простейшие как индикаторы состояния природной среды и особенности их популяций // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. Т. 4. С. 24—50.

Авилова К. В., Корбут В. В., Фокин С. Ю. Урбанизированная популяция водоплавающих *(Anas platyrhynchos)* г. Москвы. М., 1994. 175 с.

Александров В. Н., Климов С. М. Влияние антропогенных факторов на колониальность птиц в гнездовой период // Теоретические аспекты колониальности у птиц: Матер. совещ. по теор. аспектам колониальности у птиц 16—18 октября 1984. М., 1985. С. 6—8.

Алпатов В. В., Тюнин Ф. А. К познанию изменчивости хоботка рабочей пчелы // Рус. зоол. журн. 1925. Т. 5, вып. 4. С. 79—108.

Анорова Н. С. Цветовые формы самцов мухоловки-пеструшки, гнездящейся на юге Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 4. С. 10—18.

Анорова Н. С. Окраска оперения самцов мухоловки-пеструшки и их потомков того же пола // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 1. С. 30—36.

Артюховский А. К., Венгеров П. Д. Динамика видового состава и численности птиц в пригородных насаждениях г. Воронежа за период 1959/60 — 1981/82 гг. // Экология и защита леса. Лесные экосистемы и их защита. Л., 1984. С. 77—82.

Багирян С. Ш., Терехин А. Т. Опыт использования многомерных статистических методов для анализа внутривидовой структуры камчатской микижи // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 6. С. 859—868.

Балацкий Н. Н. Окраска яиц лесного конька *(Anthus trivialis L.)* и диагностическое значение этого признака // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1985. № 7. С. 41—47.

Бахмутов В. А., Добринский Л. Н. К вопросу о причинах внутрипопуляционной морфофизиологической разнокачественности птиц // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск: УФАН СССР, 1970. С. 188—190.

Безель В. С., Бельский Е. А., Мухачева С. В. К проблеме вариабельности показателей воспроизводства в популяциях животных при токсическом загрязнении среды обитания // Экология. 1998. № 3. С. 217—223.

Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 460 с.

Бельский Е. А., Безель В. С., Ляхов А. Г. Характеристика репродуктивных показателей птиц-дуплогнездников в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995. № 2. С. 46—52.

Бельский Е. А., Безель В. С., Поленц Э. А. Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнездников в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995. № 1. С. 146—152.

Бельский Е. А., Поленц Э. А. О влиянии загрязнения тяжелыми металлами на некоторые параметры яиц лесных дуплогнездников // Современные проблемы оологии: Матер. I Междунар. совещ. 14—18 сентября 1993. Липецк, 1993. С. 44—45.

Берг Р. Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1959. № 9. С. 142—152.

Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение матем. методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Вып. 3. С. 23—60.

Береговой В. Е. Изменчивость и систематика популяций желтой трясогузки северного и южного Урала, верхнего Иртыша и озера Зайсан // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 6. С. 898—902.

Береговой В. Е., Данилов Н. Н. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск: УФАН СССР, 1966. С. 141—157.

Бёме Л. Б. Семейство вьюрковые // Птицы Советского Союза / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М., 1954. Т. 5. С. 181—306.

Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова. 2-е изд., испр. М.: Сов. энц., 1989. 864 с.

Бодемер Ч. Современная эмбриология. М.: Мир, 1971. 446 с.

Болотников А. М., Каменский Ю. Н., Афанасьева Л. А., Яковенко Л. И. Ориентация и перемещение яиц в гнездах как фактор эмбрионального развития птиц // Экология. 1970. № 5. С. 85—87.

Болотников А. М., Маркс Л. П. О влиянии разнокачественности яиц береговой ласточки на выживаемость и рост птенцов // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980. С. 3—6.

Болотников А. М., Скрылева Л. Ф., Тарасов В. А. Морфологическая и биологическая гетерогенность яиц одной кладки // VII Всесоюзн. орнитол. конф.: Тез. докл. Киев, 1977. Ч. 1. С. 203—204.

Болотников А. М., Скрылева Л. Ф., Тарасов В. А. Морфологическая и биохимическая гетерогенность яиц одной кладки // Экология, география и охрана птиц. Л., 1980. С. 35—43.

Болотников А. М., Скрылева Л. Ф., Тарасов В. А., Ангальт В. З. О разнокачественности яиц одной кладки и выживаемости птенцов грача // Экология. 1978. № 2. С. 86—88.

Болотников А. М., Тарасов В. А. О возможных причинах, обусловливающих варьирование длины и ширины птичьих яиц, и методах оценки их объема // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1977. С. 9—12.

Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Добринский Л. Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 226 с.

Бурдин К. С. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во МГУ, 1985. 158 с.

Бурковский И. В. Изменчивость инфузорий *Parafavella denticulata* в Белом море // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 9. С. 1277—1285.

Вахрушев А. А. Начальные этапы формирования сообществ на примере

синантропизации птиц // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток: ДВО АН СССР, Биол.-почв. ин-т, 1988. С. 34—46.

Вельдре С. Р. О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus (Pallas, 1776)* // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Вып. 3. С. 75—85.

Венгеров П. Д. Особенности экологии зяблика *(Fringilla coelebs L.)* в колониях дрозда-рябинника *(Turdus pilaris L.)* // Экология. 1990 а. № 3. С. 89—90.

Венгеров П. Д. Особенности фенотипической структуры группировки зяблика в специфической экологической ситуации // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюзн. совещ. (Борок, ноябрь, 1990). М., 1990 б. С. 43—44.

Венгеров П. Д. Эколого-ооморфологическая оценка состояния популяций птиц в трансформированных экосистемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991 а. 24 с.

Венгеров П. Д. Изменчивость яиц внутри кладки как одна из форм внутрииндивидуальной изменчивости у птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991 б. Т. 96, вып. 5. С. 3—8.

Венгеров П. Д. Сравнение ооморфологических параметров птиц из естественных и урбанизированных местообитаний // Экология. 1992а. № 1. С. 21—26.

Венгеров П. Д. Успешность размножения некоторых воробьиных птиц в экосистемах Усманского леса с различной степенью антропогенной нарушенности // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж, 1992б. Вып. 1. С. 59—64.

Венгеров П. Д. Ооморфологические показатели птиц в системе биологического мониторинга // Экология. 1996. № 3. С. 209—214.

Венгеров П. Д. Половые различия в изменчивости и корреляции экстерьерных морфологических признаков воробьиных птиц // Развитие природных комплексов усмань-воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях: Тр. Воронеж. биосферн. гос. запов. Воронеж, 1997а. Вып. 23. С. 107—129.

Венгеров П. Д. Уровень флуктуирующей асимметрии меристических признаков щиткования пальцев у воробьиных птиц и его использование для оценки стабильности индивидуального развития // Развитие природных комплексов усмань-воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях: Тр. Воронеж. биосферн. гос. запов. Воронеж, 1997б. Вып. 23. С. 130—137.

Венгеров П. Д., Иванова Е. В. Анализ асимметрии числа щитков на пальцах у мухоловки-пеструшки // Чтения памяти проф. В. В. Станчинского. Смоленск, 1995. С. 162—165.

Венгеров П. Д., Лихацкий Ю. П. Динамика населения дроздов на заповедной и рекреационной территориях Усманского бора за последние 50 лет // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж, 1993. Вып. 3. С. 17—22.

Венгеров П. Д., Свиридов М. В. Биология размножения сороки в урбани-

зированных экосистемах // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Матер. II Всесоюзн. совещ. Липецк, 1989. Ч. 2. С. 110—112.

Виноградова Н. В. Линька зябликов Куршской косы // Популяционная экология зяблика: Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 90. С. 131—143.

Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР: Справочник. М.: Наука, 1976. 189 с.

Владышевский Д. В. Морфологические реакции птиц на изменение условий существования в антропогенном ландшафте // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 242—247.

Владышевский Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск: Наука, 1975. 197 с.

Владышевский Д. В. Экология лесных птиц и зверей (Кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск: Наука, 1980. 264 с.

Воинственский М. А. Семейство синицевые // Птицы Советского Союза / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М., 1954. Т. 5. С. 725—784.

Воробьев Г. П. Хищные птицы г. Воронежа (краткий обзор состояния, численности и экологии) // Фауна Центрального Черноземья и формирование экологической культуры: Матер. I регион. конф. 23—26 октября 1996. Липецк, 1996. Ч. 2. С. 9—11.

Высоцкий В. Г. Размеры и окраска оперения самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // Рус. орнитол. журн. 1993. Т. 2, вып. 2. С. 149—162.

Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Вып. 3. С. 19—22.

Габер Н. А., Галинская И. А. Воздействие радиационного загрязнения на размеры и форму яиц мухоловки-пеструшки // Современные проблемы оологии: Матер. 1 Междунар. совещ. 14—18 сентября 1993. Липецк, 1993. С. 49—51.

Гаврилов В. М., Дольник В. Р. Биоэнергетика и регуляция послебрачной и постювенильной линек у зябликов *(Fringilla coelebs)* // Исслед. по биол. птиц: Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 55. С. 14—61.

Гаврилов Э. И., Гаврилов А. Э. Изменчивость длины первостепенных маховых у жаворонков // Матер. X Всесоюзн. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2, кн. 1. С. 134—135.

Геодакян В. А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 3. С. 376—385.

Герасимов И. П. Антропогенные преобразования природных экосистем и пути их изучения в биосферных станциях-заповедниках // Биосферные заповедники: Тр. I сов.-амер. симпоз. 5—17 мая 1976. Л., 1977. С. 25—33.

Герасимов И. П. Биосферные станции-заповедники, их задачи и программа деятельности // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1978. № 2. С. 5—17.

Герасимов И. П. Роль геосистемного мониторинга в биосферных заповедниках // Эколог. мониторинг в биосферн. запов. соц. стран. Пущино, 1982. С. 36—46.

Герасимов И. П., Израэль Ю. А., Соколов В. Е. Об организации биосфер-

ных заповедников (станций) в СССР // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. II сов.-амер. симпоз. Л., 1976. С. 29—34.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 278 с.

Гладков Н. А. Пролетный путь и крыло птицы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44, вып. 1/2. С. 65—73.

Гладков Н. А. Семейство дроздовые // Птицы Советского Союза / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М., 1954. Т. 6. С. 405—621.

Горошко О. А., Фесенко Г. В., Цвелых А. Н. Возрастные и половые различия в форме крыла большой синицы // Вестн. зоол. 1992. № 2. С. 57—60.

Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.

Давыдов А. Л., Бухмастов А. В. Колония дроздов-рябинников как место гнездования воробьиных птиц // VII Всесоюзн. орнитол. конф.: Тез. докл. Киев, 1977. Ч. 1. С. 234.

Данилов Н. Н. Формирование пространственной структуры населения птиц // Экология, география и охрана птиц. Л., 1980. С. 113—120.

Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1941. 619 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.: Просвещение, 1986. 383 с.

Девис Дж. Статистика и анализ геологических данных. М.: Мир, 1977. 571 с.

Дементьев Г. П. Птицы. Руководство по зоологии. М.; Л., 1940. Т. 6. 856 с.

Дементьев Г. П. Семейство сорокопутовые // Птицы Советского Союза / Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М., 1954. Т. 6. С. 5—57.

Джонсон Х. Е. Влияние загрязнения на виды и популяции рыб и птиц // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Тр. I сов.-амер. симпоз. Л., 1975. С. 158—176.

Джувеликян Х. А. Экология, город, человек. Воронеж: Воронеж. ун-т, 1996. 104 с.

Добринский Л. Н. Опыт колориметрической оценки окраски полиморфных видов птиц // Зоол. журн. 1970 а. Т. 49, вып. 10. С. 1543—1547.

Добринский Л. Н. Об использовании окрасочных признаков в качестве маркеров популяций птиц // Экология. 1970 б. № 1. С. 100.

Добринский Л. Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 124 с.

Дольник В. Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе: Тр. ЗИН РАН. СПб.: Наука, 1995. Т. 179. 360 с.

Дольник В. Р., Яблонкевич М. Л. Рост, развитие и энергетика птенцов зяблика // Популяционная экология зяблика: Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 90. С. 240—262.

Дольник Т. В., Дольник В. Р. Зависимость массы яйца, кладки, продукции и продуктивной энергии самок воробьиных птиц от массы их тела // Экология. 1981. № 5. С. 45—51.

Дольник Т. В., Дольник В. Р. Продукция и продуктивная энергия при откладке яиц у птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе: Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 113. С. 124—143.

Дроздов Н. Н. Фауна и население птиц культурных ландшафтов // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1967. Вып. 8. С. 3—46.

Дубинин Н. П., Алтухов Ю. П. Популяционно-генетические аспекты проблемы биосферных заповедников // Биосферные заповедники: Тр. I сов.-амер. симпоз. 5—17 мая 1976. Л., 1977. С. 108—121.

Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978. 135 с.

Дурнев Ю. А. Структура населения птиц и проблемы биоиндикации состояния лесных биогеоценозов // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. к III Всесоюзн. научн. конф. 5—10 сентября 1988. Иркутск, 1988. С. 110.

Евдокимов В. Д. О величине кладки и размерах яиц рябинника в разных биотопах // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1980. С. 80—82.

Евдокимов В. Д. Хронографическая изменчивость величины кладки и размеров яиц белобровика // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1982. С. 78—81.

Егоров Ю. Е. Корреляционные плеяды и стабилизация онтогенеза у млекопитающих // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40, № 4. С. 579—586.

Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 1984. 183 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Животовский Л. А., Алтухов Ю. П. Метод выделения морфологически “средних” и “крайних” фенотипов по совокупности количественных признаков // ДАН СССР. 1980. Т. 251, № 2. С. 473—476.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920 гг.). Л.: Наука, 1973. 423 с.

Захаров В. М. Асимметрия морфологических структур животных как показатель незначительных изменений состояния среды // Проблемы экол. мониторинга и моделир. экосистем. Л., 1981. Т. 4. С. 59—66.

Захаров В. М. Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 45—55.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В. М., Кларк Д. М. (ред.) Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Моск. отделен. междун. фонда “Биотест”, 1993. 68 с.

Захаров В. М., Крысанов Е. Ю. (ред.) Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды. М.: Центр экол. политики России. Моск. отдел. междунар. фонда “Биотест”, 1996. 170 с.

Зыкова Л. Ю., Панов Е. Н. Асинхронность вылупления как основная причина дифференциальной смертности у черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* // Зоол. журн. 1988. Т. 62, вып. 12. С. 1865—1876.

Иваницкий В. В. О некоторых аспектах организации внутрипопуляционных отношений у воробьиных птиц *(Passeriformes)* // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 5. С. 708—720.

Иванкина Е. В., Ильина Т. А., Керимов А. Б. Изменчивость брачного наряда и стратегия привлечения самки: оценка пространственной организации

рекламного поведения ярких и криптически окрашенных самцов мухоловки-пеструшки *(Ficedula hypoleuca, Passeriformes; Aves)* // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56, № 6. С. 762—775.

Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. 375 с.

Израэль Ю. А., Соколов В. Е. Проблемы глобального мониторинга и экологических исследований на базе биосферных заповедников // Интеграция наук в программе “Человек и биосфера”. М., 1981. С. 46—55.

Израэль Ю. А., Филиппова Л. М., Инсаров Г. Э., Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Методологические основы экологического мониторинга в биосферных заповедниках // Опыт и методы экологического мониторинга. Пущино, 1978. С. 10—15.

Израэль Ю. А., Филиппова Л. М., Ровинский Ф. Я. Влияние загрязнений на биосферу и их мониторинг на базе биосферных заповедников // Биосферн. запов.: Тр. I сов.-амер. симпоз. 5—17 мая 1976. Л., 1977. С. 20—25.

Ильенко А. И. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. М.: Наука, 1976. 119 с.

Ильенко А. И., Буров К. Н. Изменчивость размеров яиц в колониях озерных чаек и черношейных поганок как показатель условий гнездования // Орнитология. М., Изд-во МГУ, 1985. Вып. 20. С. 170—172.

Ильина Т. А. Бюджет времени и поведение зяблика в гнездовой период / / Популяц. экол. зяблика: Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 90. С. 191—214.

Ильичев В. Д., Галушин В. М. Птицы как индикатор загрязненности среды ядохимикатами // Биол. методы оценки природн. среды. М., 1978. С. 159—180.

Ильичев В. Д., Карташев Н. Н., Шилов И. А. Общая орнитология. М.: Высш. школа, 1982. 464 с.

Иноземцев А. А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 264 с.

Иорданский Н. Н. Макроэволюция: Системная теория. М.: Наука, 1994. 112 с.

Ирисов Э. А., Плотников Б. Н., Чупан И. И. Депигментация оперения воробьиных птиц при содержании в неволе // Зоол. проблемы Алтайск. края: Тез. докл. к конф. Барнаул, 1990. С. 13—14.

Ирисова Н. Л., Ирисов Э. А. Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков у двух высокогорных видов птиц // Экол. аспекты изучения, практич. использ. и охраны птиц в горных экосистемах: Тез. докл. Всесоюзн. симпоз. 24—25 мая 1989. Фрунзе, 1989. С. 39.

Исаков Ю. А. Что представляют собой биосферные заповедники? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 4. С. 20—26.

Казанская Н. С., Ланина В. В., Марфенин Н. Н. Рекреационные леса (состояние, охрана и перспективы использования). М., 1977. 96 с.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы. 2-е изд., доп. М.: Наука, 1979. 256 с.

Канеп С. В. Эволюция корреляционных плеяд признаков черепа у мелких грызунов // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 9. С. 1378—1392.

Канеп С. В. Принцип коррелограмм // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 3. С. 276—287.

Карпиносова Р. А. Дубравы лесопарковой зоны г. Москвы. М.: Наука, 1967. 103 с.

Карташев Н. Н. Систематика птиц. М.: Высш. школа, 1974. 362 с.

Кафтановский Ю. М. Чистиковые птицы Восточной Атлантики. М.: Изд-во МОИП, 1951. 170 с.

Керженцев А. С., Заблоцкая Л. В., Костенчук Н. А. Биологический мониторинг в Приокско-Террасном биосферном заповеднике // Разраб. и внедрен. на комплексн. фоновых станциях методов биол. мониторинга. Рига, 1983. Т. 1. С. 112—125.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 246 с.

Климов С. М. Биотопическая разнокачественность яиц сороки // Экол. пробл. врановых птиц: Матер. III совещ. Ставрополь, 1992. С. 165—167.

Климов С. М. Форма яйца птиц и метод ее расчета // Современные проблемы оологии: Матер. I Междун. совещ. 14—18 сентября 1993. Липецк, 1993. С. 63—65.

Климов С. М. Внешняя ооморфология как отражение экологической изменчивости и дифференцировки птиц: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1997. 47 с.

Климов С. М., Овчинникова Н. А. Пространственно-генетическая внутрипопуляционная структура зяблика // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. (Новосибирск 4—6 октября 1988). М., 1988. Ч. 1. С. 119—120.

Климов С. М., Овчинникова Н. А., Археова О. В. Возможности использования оологического материала в популяционных исследованиях птиц // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюзн. совещ. (Борок, ноябрь, 1990). М., 1990. С. 114—115.

Климов С. М., Овчинникова Н. А., Архарова О. В. и др. Географическая изменчивость окраски и рисунка яиц грача // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1992. С. 3—8.

Книстаутас А. Ю. Гнездование большой синицы в условиях загрязненной воздушной среды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 2. С. 17—21.

Ковда В. А., Керженцев А. С. Экологический мониторинг: концепция, принципы организации // Регион. экол. мониторинг. М., 1983. С. 7—14.

Ковшарь А. Ф., Левин А. С. Каталог оологической коллекции Института зоологии АН КазССР. Алма-Ата, 1982. 104 с.

Колосова Л. Д. К вопросу об эволюции корреляционных плеяд (на примере двух видов льнянок) // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 4. С. 409—416.

Колосова Л. Д. К вопросу о дивергенции корреляционных плеяд (на примере 12 видов вероник) // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34, № 1. С. 58—65.

Константинов В. М., Бабенко В. Г., Барышева И. К. Численность и некоторые черты экологии синантропных популяций врановых птиц в условиях интенсивной урбанизации // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 12. С. 1837—1845.

Константинов В. М., Климов С. М., Хохлов А. Н. Синантропизация и урбанизация позвоночных животных Европейского Центра России // Фауна

Центр. Черноз. и формир. экол. культ.: Матер. I региональной конференции 23—26 октября 1996. Липецк, 1996. Ч. 1. С. 4—8.

Константинов В. М., Новицкий В., Пичурин А. Г. Современное состояние авифаун и населения птиц городов Восточной Европы // Чтения памяти проф. В. В. Станчинского. Смоленск, 1995. С. 26—31.

Костин Ю. В. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов // Методики исслед. продуктивн. и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. С. 14—22.

Котт Х. Приспособительная окраска животных. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1950. 544 с.

Котюков Ю. В. К оологии обыкновенного зимородка // Матер. X Всесоюзн. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2, кн. 1. С. 312—313.

Кошелев А. И., Храбрый В. М. Полиморфизм окраски кряквы *(Anas platyrhynchos L.)* в Ленинграде // Тр. ин-та ЗИН АН СССР. 1986. Т. 147. С. 25—30.

Крапивный А. П., Кныш Н. П. О полиморфизме птичьих яиц по окраске (на примере сорокопута-жулана) // Вестн. Харьк. ун-та. 1986. № 288. С. 90—92.

Криволуцкий Д. А., Новакова Э., Кузнецова Л. В. Животный мир суши как объект биоиндикации состояния окружающей среды // Прикладн. аспекты программы "Человек и биосфера". М., 1983. С. 27—36.

Криницкий В. В. Роль государственных заповедников в системе фонового мониторинга // Опыт и методы экологического мониторинга. Пущино, 1978. С. 16—18.

Криницкий В. В. Некоторые аспекты территориальной организации биосферных заповедников и их значение в проведении экологического мониторинга // Биосферн. запов.: Тр. II сов.-амер. симпоз. Л., 1982. С. 147—150.

Ксенц А. С., Ксенц Г. Х., Лалетин Б. А. Изменение эколого-генетической структуры популяции сизого голубя в результате синантропизации // Матер. X Всесоюзн. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2, кн. 1. С. 323.

Ксенц А. С., Москвитин С. С. Структура корреляционных взаимосвязей интерьерных и экстерьерных характеристик у взрослых синантропных *Columba livia Gm.*// Биопродуктивность и биоценотические связи наземн. позвон. юго-востока Западной Сибири. Томск, 1989. С. 103—110.

Ксенц Г. Х., Ксенц А. С. Билатеральная асимметрия в проявлении частичного альбинизма ("пегости") оперения у сизого голубя // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюзн. совещ. (Борок, ноябрь, 1990). М., 1990. С. 138—139.

Кузякин А. П. Условия обитания животных в дуплах деревьев // Вопросы экол. и биоценологии. М., 1936. Вып. 3. С. 226—274.

Кулигин С. Д. Орнитологические исследования в программе экологического мониторинга Приокско-террасного гос. запов. // Опыт и методы экол. мониторинга. Пущино, 1978. С. 93—96.

Куранов Б. Д., Килин С. В., Баяндин О. В. Птицы-дуплогнездники в зонах с разной степенью урбанизированности среды // Матер. X Всесоюзн. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2, кн. 2. С. 4—6.

Курлавичюс П., Григонис Р. Возможности применения фенетического под-

хода в изучении пространственной структуры вида у птиц // Фенетика популяций: Матер. III Всесоюзн. совещ. (Саратов, 7—8 февраля 1985). М., 1985. С. 189.

Кусенков А. Н. Ооморфология и радиоактивное загрязнение окружающей среды // Современные проблемы оологии: Матер. I Международного совещ. 14—18 сентября 1993. Липецк, 1993. С. 84—85.

Лавров Л. С., Семенов В. А., Трегубов В. В. Воронежский заповедник // Заповедн. европ. части РСФСР. М.: Мысль, 1989. Ч. 2. С. 164—188.

Лакин Г. Ф. Биометрия. 4-е изд., пер. и доп. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.

Лебедев И. Г. О морфологических особенностях урбанизированной популяции серой вороны // Сезонные перемещ. и структ. попул. наземн. позвон. жив. М., 1989. С. 85—90.

Лебедева Л. А. Фенетическая характеристика окраски и рисунка яиц речной крачки *(Sterna hirundo)* // Фенетика популяций: Матер. III Всесоюзн. совещ. (Саратов, 7—8 февраля 1985). М., 1985. С. 190—191.

Левин А. С., Гаврилов Э. И., Михайлов А. М. Форма крыла птиц и новая методика ее изучения // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 3. С. 90—96.

Леонович В. В., Николаевский Л. А. Изменения в численности птиц Дмитровского района Московской области за 30 лет // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1981. Вып. 16. С. 93—99.

Лихацкий Ю. П. Пространственная изменчивость фолидоза большой синицы (*Parus major*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в Воронежском заповеднике // Экология. 1985. № 5. С. 59—63.

Лихацкий Ю. П. Оценка фенетических отношений пространственных группировок у птиц по элементам рисунка рулевых перьев (на примере *Parus major*) // Экология. 1986. № 6. С. 41—46.

Лихацкий Ю. П. Некоторые методические аспекты исследования флуктуирующей асимметрии птиц // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюзн. совещ. (Борок, ноябрь, 1990). М., 1990. С. 164—166.

Лихацкий Ю. П., Венгеров П. Д. Популяционный морфизм жулана в Воронежском заповеднике // Орнитол. исслед. в заповед. М.: Наука, 1992. С. 57—64.

Лукьянец В. Б., Ильин А. М. Общая характеристика лесов // Лесные биогеоцен. зелен. зоны Воронежа и берегов Воронеж. водохран. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1985. С. 4—13.

Лэк Д. Дарвиновы вьюрки. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1949. 200 с.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1957. 403 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Изд-во “Мир”, 1968. 597 с.

Мальчевский А. С. О биологических расах обыкновенной кукушки *(Cuculus canorus L.)* на территории европейской части СССР // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 1. С. 87—95.

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь птиц. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 281 с.

Мальчевский А. С. Орнитологические экскурсии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 296 с.

Мальчевский А. С. Кукушка и ее воспитатели. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 264 с.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и

сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. Т. 2. 504 с.

Марисова И. В., Кривчук В. А. Морфометрическая характеристика яиц грача на Нежинщине. Нежин. гос. пед. ин-т. Нежин, 1989. 11 с. Деп. в УкрНИИНТИ 25. 01. 89, № 402-Ук89.

Маркс Л. П. Морфологическая характеристика кладок береговой ласточки // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1986. С. 52—57.

Мачикунас А., Григонис Р. Объем и вес скорлупы яиц черной крачки на Каунасском водохранилище и Куршском заливе // XII Прибалт. орнитол. конф. 15—18 ноября 1988: Тез. докл. Вильнюс, 1988. С. 146—147.

Межжерин В. А., Гречина А. С., Важенина И. И. Вещественно-энергетический поток и эволюционный процесс // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. № 6. С. 851—862.

Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наукова думка, 1991. 204 с.

Михалевич О. А., Смогоржевская Л. И., Смогоржевский Л. А. Некоторые аспекты оологии синиц // Проблемы общей и молекулярной биологии. Киев, 1982. С. 110—120.

Михеев А. В. Биология птиц. Полевой определитель птичьих гнезд. М.: Топикал, 1996. 460 с.

Морозова Г. В. Особенности гнездования птиц в лесных насаждениях с высокой численностью ворон // Экология, биоценотич. и хоз. значение врановых птиц: Матер. I совещ. по экологии, биоценотич. и хоз. значению врановых птиц 24—27 января 1984. М., 1984. С. 158.

Морозова Г. В. Птицы как индикатор антропогенной нарушенности городских лесов // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. I съезда Всесоюзн. орнитол. о-ва и IX Всесоюзн. орнитол. конф. 16—20 декабря 1986. Л., 1986. Ч. 2. С. 85—86.

Москвитин С. С., Ксенц А. С. О различии основных окрасочных морф синантропных *Columba livia Gm.* по ряду экстерьерных и интерьерных характеристик // Экология. 1982. № 5. С. 72—73.

Муравьев И. В., Логунова И. Ю., Уланова О. А., Катунян В. А. Популяционная изменчивость окраски скорлупы яиц сороки // Экология и численность врановых птиц России и сопредельных государств: Матер. IV совещ. по экологии врановых птиц. Казань, 1996. С. 93—94.

Мянд Р. Связь рисунка скорлупы яиц с их размерами и порядком откладывания у чайковых // Экологические исследования и охрана птиц Прибалтийских республик: Тез. докл. Прибалт. конф. молод. орнит. Каунас, 1982. С. 92—94.

Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин: Валгус, 1988. 193 с.

Нанкинов Д. Н. О растянутости сроков размножения дрозда-рябинника в Ленинградской области // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1970. № 9. С. 90—95.

Нанкинов Д. Птиците като биологически индикатори // Орнитол. информ. бюл. 1978. № 4. С. 1—11.

Никифоров М. Е., Яминский Б. В., Шкляров Л. П. Птицы Белоруссии: Справочник-определитель гнезд и яиц. Минск, 1989. 479 с.

Николаевский В. С. Перспективные методы контроля качества среды для решения проблем биомониторинга // Экол. мониторинг в биосферн. запов. соц. стран. Пущино, 1982. С. 205—209.

Новакова Э. Изменения у зайца-русака, обусловленные антропогенными влияниями, и их использование в биоиндикации нарушения ландшафта // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 5. С. 760—767.

Новиков Г. А. Степень стенобионтности и экологическая пластичность высших позвоночных // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1957. № 21, вып. 4. С. 65—74.

Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 352 с.

Новиков Г. А. Изменение видового стереотипа гнездования птиц в условиях культурного ландшафта // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 8. С. 1193—1202.

Новиков Г. А. Изменчивость видового стереотипа гнездования у птиц // Сложные формы поведения. М.; Л.: Наука, 1965. С. 144—149.

Носков Г. А., Рымкевич Т. А., Смирнов О. П. Ловля и содержание птиц. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 280 с.

Нумеров А. Д. Обыкновенная кукушка // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука, 1993. С. 193—225.

Нумеров А. Д., Венгеров П. Д. Опыт сравнительного изучения популяционных характеристик птиц на территориях с различной степенью антропогенной нагрузки // Развитие природных комплексов усмань-воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях: Тр. Воронеж. биосферн. гос. запов. Воронеж, 1997. Вып. 23. С. 138—151.

Нумеров А. Д., Приклонский С. Г., Иванчев В. П. и др. Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности // Тр. Окского гос. биосферн. запов. М., 1995. Вып. 18. 168 с.

Обухова Н. Ю. Основное направление и механизмы микроэволюционных сдвигов в синантропных комплексах птиц // Проблемы макроэволюции. М., 1988. С. 121—122.

Обухова Н. Ю. Популяционно-демографическая структура сизых голубей *(Columba livia)* в колониях Киева в зоне Чернобыльской АЭС // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 7. С. 117—121.

Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Изменчивость и наследование окраски у сизых голубей // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 233—244.

Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Изменчивость окраски в городских популяциях сизых голубей *(Columba livia)*. Возможные механизмы поддержания полиморфизма // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 11. С. 1685—1694.

Окулова Н. М., Карпов Н. А., Мухина Ж. Н. Краниометрическая характеристика русской выхухоли из вивария Хоперского заповедника // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов: Матер. науч. конф., посвящ. 60-летию Хоперск. запов. Воронеж, 1995. С. 58—60.

Олигер Т. И. О территориальном поведении зябликов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75в. Вып. 1. С. 128—132.

Онно С., Бугаев Л. А. Корреляция между физическими характеристиками яйца (длина, ширина, индекс формы и вес) и возрастом самок сизой чайки // Матер. IX Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1976. С. 194—196.

Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус, 1976. 256 с.

Паевский В. А. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // Популяц. экол. зяблика: Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 90. С. 165—190.

Паевский В. А. Демография птиц // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1985. Т. 125. 285 с.

Паевский В. А. Половая структура популяций птиц и ее изменчивость // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 1. С. 85—97.

Паевский В. А., Виноградова Н. В., Ефремов В. Д. Демографические аспекты миграций певчих птиц // Матер. Всесоюзн. конф. по миграциям птиц. М., 1975. Кн. 1. С. 83—85.

Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.

Пекло А. М. Мухоловки фауны СССР. Киев: Наукова думка, 1987. 180 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

Познанин Л. П. Проблема биологических координаций и некоторые вопросы экологической морфологии позвоночных животных // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37, № 1. С. 87—102.

Познанин Л. П. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц (общий рост и развитие пропорций тела в постэмбриогенезе). М.: Наука, 1979. 296 с.

Поливанов В. М. О популяциях у птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 5. С. 63—74.

Попов В. А. Развитие и применение математических методов корреляционного анализа в эволюционной теории // История и теория эволюц. учения. Л., 1973. Вып. 1. С. 75—87.

Попов Е. Б. Биометрический анализ изменчивости паука *Pardosa monticola (Aranei, Lycosidae)* // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 3. С. 439—443.

Потапов Р. Л. Зависимость формы крыла птицы от дальности перелета // Миграции птиц Прибалтики. Л.: Наука, 1967. С. 218—230.

Приедниекс Я., Куресоо А., Курлавичюс П. Рекомендации к орнитологическому мониторингу в Прибалтике. Рига: Зинатне, 1986. 66 с.

Прушинская И. М., Большаков В. Н., Гилева Э. А. Изменчивость корреляционной структуры черепа копытного лемминга // Популяц. экол. и морфол. млекопит. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 37—52.

Пузаченко Ю. Г., Гунин П. Д., Скулин В. С., Звенигородская М. Э. Критерии размещения биосферных заповедников // Прикладные аспекты программы “Человек и биосфера”. М., 1983. С. 146—167.

Равкин Ю. С. Опыт организации мониторинга населения птиц // XII Прибалт. орнитол. конф. 15—18 ноября 1988: Тез. докл. Вильнюс, 1988. С. 192—193.

Ровинский Ф., Буянова Л. Мониторинг фонового состояния окружающей

природной среды в Восточно-Европейском регионе // Проблемы фонового мониторинга состояния природной среды. Л., 1982. Вып. 1. С. 5—11.

Роговин К. А. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. М., 1986. Т. 14. С. 71—126.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: В 2 т. М.: Мир, 1992. Т. 1. 358 с.

Россолимо О. Л. О корреляциях отдельных размеров черепа рыжей полевки *(Clethrionomys glareolus)* // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 8. С. 1267—1269.

Россолимо О. Л. Особенности внутрипопуляционных и географических корреляций признаков черепа песца *Alopex lagopus L.* // Исслед. биол. систем мат. методами: Тр. Биол. НИИ ЛГУ. Л., 1985. № 37. С. 51—60.

Россолимо О. Л., Павлинов И. Я. Географическая изменчивость корреляционных связей признаков черепа у млекопитающих // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 16—31.

Ростова Н. С. Сравнительный анализ корреляционных структур // Исслед. биол. систем мат. методами: Тр. Биол. НИИ ЛГУ. Л., 1985. № 37. С. 35—50.

Ростова Н. С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 69—86.

Ростова Н. С., Четверикова Т. Г. Изменчивость морфологических признаков // Полевой воробей *Passer montanus L.* (характеристика вида на пространстве ареала) / Под. ред. Г. А. Носкова. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. С. 40—69.

Рыбцов С. Е. Информативность и надежность признаков и вопросы практического применения корреляционного анализа // Применение количественных методов в экологии. Свердловск, 1979. С. 18—28.

Рыбцов С. Е., Дубравина Н. Б., Житомирский В. Г. Изучение "внутриплеядных" и "межплеядных" связей признаков на примере лесной куницы *(Martes martes uralensis Kuznetzov)* // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37, № 4. С. 575—583.

Рысин Л. П. Лесные эталоны и проблема биоиндикации // Биоиндикация состояния окруж. среды Москвы и Подмосковья. М., 1982. С. 12—16.

Рябицев В. К. Полиморфизм окраски, территориальный консерватизм и постоянство пар у тулеса // Экология. 1998. № 2. С. 127—132.

Салманов А. В. Анализ изменчивости морфометрических показателей у заводской и природной молоди атлантического лосося *(Salmo salar L.)* // III Всесоюзн. совещ. по лососевидным рыбам: Тез. докл. Тольятти, 1988. С. 286—287.

Самойлов Б. Л. Изменения в составе лесной орнитофауны под воздействием города // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас, 1984. С. 119—120.

Самусенко Э. Г., Самусенко И. Э. Адаптивная сущность разновозрастности выводков // Аисты: Распространение, экология, охрана: Матер. 1 и 2 Всесоюзн. совещ. раб. группы по аистам Всесоюзн. орнитол. общества, Таллин, июль 1989 и Минск, октябрь 1990. Минск, 1990. С. 36—45.

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Киев, 1912. 300 с.

Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 318 с.

Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.

Серебровский А. С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана // Журн. эксперимент. биол. 1927. Т. 3, вып. 1/4. С. 62—146.

Серебровский А. С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР // Научное слово. 1928. № 29. С. 3—22.

Симкин Г. Н., Штейнбах М. В. Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1988. Вып. 23. С. 175—182.

Синкявичюс С. В. Химический и генетический мониторинг среди популяции озерных чаек озера Кретуонас // XII Прибалт. орнитол. конф. 15—18 ноября 1988: Тез. докл. Вильнюс, 1988. С. 205—207.

Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.

Скрылева Л. Ф. Связь выживаемости с очередностью откладывания яиц у некоторых видов птиц // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1984. С. 55—59.

Смирнов С. В. Население птиц в различных местообитаниях города Воронежа // Студ. научн. конф. по итогам работы за 1997 г. Воронеж. гос. пед. ун-т: Тез. докл. Воронеж, 1998. С. 119—121.

Смирнов Е. С. О строении систематических категорий // Рус. зоол. журн. 1923. Т. 3, вып. 3/4. С. 358—391.

Смирнов Е. С. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях // Докл. Рос. АН. 1924. Сер. А. С. 81—83.

Смогоржевский Л. А., Смогоржевская Л. И. Оологическая коллекция зоологического музея Киевского государственного университета. Киев, 1989. 46 с.

Соколов В. Е., Воробьева Э. И. Эволюционная морфология позвоночных и ее задачи // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982. С. 4—19.

Соколов В. Е., Ильенко А. И. Научное обоснование и принципы экологического мониторинга популяций позвоночных животных // Мониторинг состояния окруж. прир. среды: Тр. сов.-англ. симпоз. 29 ноября — 1 декабря 1976. Л., 1977. С. 228—236.

Соколов В. Е., Пузаченко Ю. Г., Базилевич Н. И., Гунин П. Д. Принципы организации и программа экологического мониторинга в биосферных заповедниках // Теорет. основы и опыт экол. мониторинга. М., 1983. С. 222—231.

Соколов Л. В. Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1991. Т. 230. 233 с.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.

Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные *Non-Passeriformes*. М.: Наука, 1975. 372 с.

Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные *Passeriformes*. М.: Наука, 1978. 392 с.

Тараканов В. В., Подковыров В. А. Структура изменчивости метрических

признаков яйца в колонии черношейной поганки *(Podiceps nigricollis C. L. Brehm)* // Экология. 1992. № 3. С. 30—37.

Татарникова И. П. Морфология чаек Айновых островов (вес и экстерьерная характеристика гнездящейся части популяции *Larus marinus L.* и *L.argentatus argentatus Pontopp.*) // Тр. Кандалакшского заповедника. Мурманск, 1975. Вып. 9. С. 171—185.

Татарникова И. П., Панева Т. Д. Вес и экстерьерная характеристика обыкновенной гаги Айновых островов // Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука, 1979. С. 73—80.

Татарникова И. П., Шклярeвич Ф. Н., Панева Т. Д. Изменчивость размеров яиц обыкновенной гаги и определяющие ее факторы // Экология и морфология птиц на крайнем северо-западе СССР. М., 1982. С. 38—45.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1959. № 9. С. 137—141.

Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение мат. методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. Вып. 1. С. 27—36.

Терентьев П. В. Характер изменчивости размеров птиц // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: УФАН СССР, 1966. Вып. 51. С. 35—55.

Терентьев П. В. Корреляция стандартных промеров птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 6. С. 129—134.

Терентьев П. В. Биометрический анализ окраски саламандры // Биометрические методы. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 20—29.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. пер. М.: Наука, 1977. 297 с.

Титов С. В., Муравьев И. В., Логунова И. Ю. К вопросу изучения пигментации скорлупы яиц птиц // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 10. С. 1185—1192.

Томкович П. С. Факторы, определяющие изменчивость величины кладки, размеров и массы яиц кулика-лопатня *(Eurynorhynchus pygmeus) (Charadriiformes, Scolopacidae)* // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 4. С. 107—112.

Тропин И. В., Ведерников Н. М., Крангауз Р. А. и др. Справочник по защите леса от вредителей и болезней. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 376 с.

Тугаринов А. Я. К вопросу об изменчивости крыла у перелетных птиц // Тр. ЗИН АН СССР. 1946. Т. 8, вып. 1. С. 221—237.

Тэйлор Т. Как формируется скорлупа яйца // Птицы. М.: Мир, 1983. С. 221—230.

Уоддингтон К. Х. Организаторы и гены. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 1947. 240 с.

Ушаков Б. П. Статистическая обработка экспериментальных данных и их интерпретация с позиции популяционной биологии // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 4. С. 602—612.

Федоров В. Д. К стратегии биологического мониторинга // Докл. высш. школы. Сер. биол. 1974. № 10. С. 7—17.

Федоров В. Д. Проблема предельно допустимых воздействий антропогенного фактора с позиций эколога // Всесторон. анализ окруж. прир. среды: Тр. 2 сов.-амер. симпоз. Л., 1976. С. 192—211.

Федоров В. Д. Принципы организации биологического мониторинга // Изуч. загрязн. окруж. прир. среды и его влияния на биосферу: Матер. совещ. по проекту № 14 программы ЮНЕСКО "Человек и биосфера" 3—7 мая 1978. Л., 1979. С. 8—14.

Ферри Л. В. Анализ полиморфизма самцов турухтана *Philomachus pugnax L.* // Тр. Томск. мед. ин-та. 1939. Т. 11. С. 232—275.

Филиппова Л. М., Семевский Ф. Н., Семенов С. М., Абакумов В. А. и др. Экологический мониторинг в связи с задачей регулирования качества окружающей природной среды // Всесторон. анализ окруж. прир. среды: Тр. 3 сов.-амер. симпоз. Л., 1978. С. 172—190.

Фокин С. Ю., Поляков И. В., Чернов В. В., Аксенов С. В. Летные качества и морфобиологические особенности трех форм кряквы как объекта дичеразведения // Зоокультура ценных и редких видов птиц и зверей: Тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1990. С. 16—30.

Фолконер Д. С. Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропромиздат, 1985. 486 с.

Хахлов В. А. Палеарктическая оляпка в связи с промежуточными формами // Изв. Томск. ун-та. 1926. Т. 3. С. 35—44.

Хохлов А. Н., Заболотный Н. Л., Ильюх М. П. Кладки и размеры яиц птиц низовий Кубани. Ставрополь: Изд-во СГУ, 1997. 30 с.

Храбрый В. М. Пути приспособления птиц к урбанизированному ландшафту // Птицы и урбанизированный ландшафт. Каунас, 1984. С. 4—8.

Цвелых А. Н. Форма вершины крыла и ее оценка // Вестн. зоологии. 1983. № 6. С. 54—58.

Цвелых А. Н. Изменение формы вершины крыла в онтогенезе у сороки (проверка двух гипотез) // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, № 4. С. 541—544.

Цвелых А. Н., Горошко О. А. Возрастной диморфизм в форме вершины крыла у деревенских ласточек *(Hirundo rustica)* // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 7. С. 87—90.

Цвелых А. Н., Дядичева Е. А. Правило Сибома и половозрастные различия в форме вершины крыла у зяблика // Вестн. зоол. 1986. № 2. С. 50—54.

Чемякин Р. Г. О возможности определения пола у некоторых видов воробьиных птиц *(Passeriformes)* с помощью прижизненных измерений // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 5. С. 766—775.

Черепанов В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. Новосибирск: Наука, 1986. 238 с.

Четверикова Т. Г. Индивидуальная и географическая корреляционная изменчивость некоторых экстерьерных признаков полевого воробья *Passer montanus* // Исслед. биол. систем мат. методами: Тр. Биол. НИИ ЛГУ. Л., 1985. № 37. С. 61—75.

Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 417—433.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. Ин-та экол. раст. и жив. Свердловск: УФАН СССР, 1968. Вып. 58. 386 с.

Шестакова Г. С. Строение крыльев и механика полета птиц. М.: Наука, 1971. 179 с.

Шишкин В. С., Керимов А. Б., Иванкина Е. В. Окраска самцов мухоловки-пеструшки и особенности их размножения // Матер. X Всесоюзн. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 2, кн. 2. С. 296—297.

Шкарин В. С. Хронографические изменения численности гнезд и размеров яиц рябинников на одном из участков Пермской области // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975. С. 44—47.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд., пер. и доп. Л.: Наука, 1969. 493 с.

Шмальгаузен И. И. Избранные труды // Организм как целое в индивид. и ист. развитии. 3-е изд., доп. М.: Наука, 1982. С. 12—228.

Шмальгаузен И. И. Избранные труды // Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. С. 12—276.

Шмидт В. М. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий // Применение мат. методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. Вып. 3. С. 61—69.

Шмидт В. М. О корреляциях. I. Сущность, онтогенетический и филогенетический аспекты явления биологических корреляций // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1979. № 3. С. 77—85.

Шмидт В. М. О корреляциях. II. Вопросы классификации биологических корреляций // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1981. № 15. С. 65—74.

Шмидт В. М. Развитие представлений о корреляциях и корреляционной структуре биологических объектов // Исслед. биол. систем мат. методами: Тр. Биол. НИИ ЛГУ. Л., 1985. № 37. С. 5—18.

Штегман Б. К. Рудимент дистального махового в крыле птиц // Морфология и экология позвон. жив. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 227—256.

Штеккер Г. Развитие биосферных резерватов и проблемы биологического мониторинга в ГДР // Экол. мониторинг в биосферн. запов. соц. стран. Пущино, 1982. С. 112—115.

Шунтов В. П. О распространении светлой и темной морф глупыша в Северной Пацифике // Морские птицы Берингии. Владивосток, 1993. № 1. С. 7—10.

Шураков А. И. Направления изменчивости яиц в кладках птиц // Современные проблемы оологии: Матер. I Междун. совещ. 14—18 сент. 1993. Липецк, 1993. С. 15—17.

Шурупов И. И. Влияние серой вороны на успешность гнездования воробьиных птиц в Подмосковье // Экология, биоценотич. и хоз. значение врановых птиц: Матер. I совещ. по экологии, биоценотич. и хоз. значению врановых птиц 24—27 января 1984. М., 1984. С. 164—167.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.

Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37, № 5. С. 649—659.

Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 132 с.

Яблоков А. В. Популяционная морфология — пути развития и очеред-

ные задачи // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982. С. 90—112.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.

Яблоков А. В., Валецкий А. В. Об изучении изменчивости меристических признаков птиц // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 121—130.

Яблоков А. В., Валецкий А. В. Изменчивость структур пера и окраски яиц у некоторых птиц // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 2. С. 248—258.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа, 1985. 159 с.

Яблоков А. В., Остроумов С. А. Уровни охраны живой природы. М.: Наука, 1985. 175 с.

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. 2-е изд., пер. и доп. М.: Высш. школа, 1981. 343 с.

Яминский В. В., Тарлецкая Р. Ю. Изменение орнитокомплексов сосновых лесов Белоруссии под воздействием рекреации // XII Прибалт. орнитол. конф. 15—18 ноября 1988: Тез. докл. Вильнюс, 1988. С. 262—263.

Alatalo R. V., Lundberg A. Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher *(Ficedula hypoleuca)* // Evolution (USA). 1986. Vol. 40, № 3. P. 574—583.

Alatalo R. V., Lundberg A., Glynn C. Female pied flycatcher choose territory quality and not male characteristics // Nature (London). 1986. № 323. P. 152—153.

Amundsen T., Slagsvold T. Hatching asynchrony: facilitating adaptive or maladaptive brood reduction? // Acta 20 Congr. Int. Ornithol., Christchurch. 2—9 Dec., 1990. Wellington, 1991. Vol. 3. P. 1707—1719.

Arnold T. W. Intracluch variation in egg-size of american coots // Condor. 1991. Vol. 93, № 1. P. 19—27.

Barnard Ph. Timing of ornament growth, phenotypic variation, and size dimorphism in two promiscuous African whydahs *(Ploceidae: Vidua)* // Biol. J. Linn. Soc. 1995. Vol. 55, № 2. P. 129—141.

Barrett R. T., Peterz M., Furness R. W., Durinck J. The variability of biometric measurements // Ring. and Migr. 1989. Vol. 10, № 1. P. 13—16.

Barrowclough G. F. The description of geographic variation in bird populations // Acta 20 Congr. Int. Ornithol., Christchurch. 2—9 Dec., 1990. Wellington, 1991. Vol. 1. P. 495—503.

Bateson P., Lotwick W., Scott D. K. Similarities between the faces of parents and offspring in Bewick's swan and the differences between mates // J. Zool. 1980. Vol. 191, № 1. P. 61—74.

Baudvin H., Dessolin J.-L. Analyse de la morphométrie de la Chouette hulotte *Strix aluco* en Bourgogne // Alauda. 1992. Vol. 60, № 2. P. 93—104.

Bährman U. Einiges über die Großenverhältnisse des Feldsperlings *(Passer montanus montanus L.)* und ein Vergleich mit denen des Haussperlings *(Passer domesticus domesticus L.)* // Beitrage zur Vogelkunde. 1973. № 19. P. 153—169.

Birkhead T. R., Fletcher F. Male phenotype and ejaculate quality in the zebra finch *Taeniopygia guttata* // Proc. Roy. Soc. London. B. 1995. Vol. 262, № 1365. C. 329—334.

Björklund M. Selection'of bill size proportions in the common rosefinch *(Carpodacus erythrinus)* // Auk. 1992. Vol. 109, № 3. P. 637—642.

Blint P. L., Sedinger J. S. Reproductive implications of egg-size variation in the Black Brant // Auk. 1992. Vol. 109, № 4. P. 896—903.

Blondel J. Ecologie et gestion de l'espace naturel, l'apport du "modéle-oiseaux" // Connais sci. écol. et dévelop. et gestion ressourc. et espace.: Journées sci. 19—20 Sept. 1979. Paris, 1981. P. 135—146.

Bortolotti G. R., Gabrielson J. R. Fluctuating asymmetry in the skeleeton of the American kestrel, *Falco sparverius*: A test of the consequences of sequal size dimorphism // Can. J. Zool. 1995. Vol. 73, № 1. P. 141—145.

Briesemeister E., Clausing P. Eimaße des Feldsperlings im Brutverlauf // Falke. 1987. Bb. 34. № 11. P. 360—365.

Brown C. R. Egg temperature and embryonic metabolism of A- and B-eggs of macaroni and rockhopper penguins // S. Afr. J. Zool. 1988. Vol. 23, № 3. P. 166—182.

Cabon-Raczynska K. Correlations of skull measurments of *Lepus europaeus Pallas 1778* // Acta Theriol. 1964. Vol. 8, № 13. P. 207—216.

Caminski P. Impact of different town environment on development of nestling tree sparrows: Abstr. 6 Congr. eur. ecol., Marseille, 7—12 sept. 1992 // Mesogee. 1992. Vol. 52. C. 105.

Crick Humphrey Q. P. The strange case of the Whistling oofo: What are runt eggs? // Brit. Birds. 1995. Vol. 88, № 4. P. 169—180.

Darling F. F. Bird flocks and the breeding cycle. Cambridge, 1938. 124 c.

Dowding J. E., Taylor M. J. Genetics of polymorphism in the Little Shag // Notornis. 1987. Vol. 34, № 1. P. 51—57.

Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca* // Der Vogelzug. 1936. Bd. 6. P. 179—186.

Eck S. Der Varibilitätskoeffizient der Schwanzlänge bei Vögeln // Falke. 1987. Bd. 34, № 1. S. 16—17.

Eck S. Über Maße mitteleuropäischer Sperlingsvogel *(Aves: Passeriformes)* // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1990. Bd. 46, № 1. S. 1—55.

Eikamp H. Abnorme Eier // Natur und Mus. 1984. Bd. 114, № 2. C. 46—49.

Ellenberg H., Kühnast O. Biomonitoring als Ansatz zur flächendeckenden Schadstoff-Erfassung: Schwermetallgehalte von Federproben der standorttreuen Vogelarten Elster *(Pica pica L.)* und Habicht *(Accipiter gentilis L.)* im Immissionsgradienten Hamburg-Ost // GKSS. Rept. 1988. № E55. S. 81—98.

Erdelen M. Der brutbestand terrestrischer Vogelarten als Indikator von Umweltbelastungen // Decheniana. 1982. №. 26. S. 186—192.

Evans M. E. Recognizing individual Bewick's swans by bill patten // Wildfowl. 1977. № 28. P. 153—158.

Evans M. R., Hatchwell B. J. New slants on ornament asymmetry // Proc. Roy. Soc. London. B. 1993. Vol. 251, № 1332. C. 171—177.

Friedl T. W. Intraclutch Egg-Mass variatim in Geese: A mechanism for brood reduction in precocial birds? // Auk. 1993. Vol. 110, № 1. P. 129—132.

Galbraith H. Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of Japwing *Vanellus vanellus chicks* // J. Zool. 1988. Vol. 214, № 3. P. 15—23.

Gebhardt-Henrich S. G., Noordwijk A. J. van. Nestling growth in the great tit.

1. Heritability estimates under different environmental conditions // J. Evol. Biol. 1991. Vol. 4, № 3. S. 341—362.

Grant P.R. Variation in the size and shape of Darwin s finch eggs // Auk. 1982. Vol. 99, № 1. P. 15—23.

Greig-Smith P. W., Feare Ch. J., Freeman E. M., Spencer P. L. Causes and consequences of egg-size variation in the European Starling *Sturnus vulgaris* // IBIS. 1988. Vol. 130, № 1. P. 1—10.

Groth J. G. Further information on the genetics of bill crossbills // Auk. 1992. Vol. 109, № 2. P. 383—385.

Gustaffsson L., Merilä J. Foster parent experiment reveals no genotype-environment correlation in the external morphology of *Ficedula albicollis*, the collared flycatcher // Heredity. 1994. Vol. 73, № 2. P. 124—129.

Hammann H.-J., Schmidt K.-H., Simonis S. Der Einfluß der Höhenlage auf Ei- und Gelegegröße bei Kohlmeisen *(Parus major)*// J. Ornithol. 1989. Bd. 130, № 1. S. 69—74.

Henze O. Ist an zunehmenden Mißbildungen von Singvogeleiern die Luftverschmutzung schuld? // Gefied. Welt. 1985. Bd.109, № 3. S. 79.

Hill W. L. The effect fo food abundance on the reproductive patterns of Coots // Condor. 1988. Vol. 90, № 2. P. 324—331.

Hoerschelmann H., Schulz H. Beobachtungen an einer städtischen Stockenten-Population, *Anas platyrhynchos L. (Aves)* // Zool. Anz. 1984. Bd. 213, H. 5/6. S. 339—354.

Horsfall J. A. Tood supply and egg mass variation in the european coot // Ecology. 1984. Vol. 65, № 1. P. 89—95.

Järvinen A. Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines // Ornis fenn. 1991. Vol. 68, № 3. P. 99—104.

Järvinen A., Pryl M. Egg dimensions of the Great Tit *Parus major* in southern Finland // Ornis fenn. 1989. Vol. 66, № 2. P. 69—74.

Järvinen A., Ylimaunu J. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions // Auk. 1986. Vol. 103, № 1. P. 235—237.

Johnson S. G., Johnston R. F. Environmental variation and quantitative genetic parameters in the feral pigeon, *Columba livia* // Biol. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 40, № 4. P. 321—332.

Johnston R., Selander R. Variation, adaptation and evolution in the North American House Sparrows // Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Warszawa, 1972. P. 301—326.

Kilpi M. Egg-size asymmetry within herring gull clutches predicts fledging success // Colon. Waterbirds. 1995. Vol. 18, № 1. S. 41—46.

Kooiker G. Die Elster *(Pica pica)* — ein geeigneter Bioindikator für Schwermetalle im terrestrischen Bereich? // Vogelwelt. 1986. Bd. 107, № 2. S. 65—69.

Kummer J. S. Über Spar- und Zwergeier // Beitr. Vogelk. 1986. Bd. 32, № 1. S. 17—26.

Kummerfeld N. Altemativen zur Identifikation von Papageien // Voliere. 1985. Bd. 8, № 8. S. 283—287.

Lamey T. C. The riddle of *Eudyptes*: Why are first-laid eggs smaller than

second-laid eggs? // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, N. J., 17—22 Aug., 1992: Abstr. Princeton (N. J.), 1992.

Lessells C. M., Ovenden G. N. Heritability of wing length and weight in European Bee-Eaters *(Merops apiaster)* // Condor. 1989. Vol. 91, № 1. P. 210—214.

Luniak M., Mulsow R., Walasz K. Urbanization of the european blackbird — expansion and adaptations of urban population // Urban Ecol. Stud. Cent and East. Eur: Proc. Int. Symp., Warszawa-Jablonna, 24—25 Sept., 1986. Wroclaw, 1990. P. 187—200.

Mackrodt P. Vom abweichend gefärbten Ei in den Gelegen des Haus- und Feldsperlings // Ber. Offenbach. Ver. Naturk. 1967—1968. № 75. S. 14—16.

Magrath D. Hatching asynchrony in altricial birds // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1990. Vol. 65, № 4. P. 587—622.

Martini E. Abnorme Eier bei Sing-und Entenvögeln // Ornithol Mitt. 1978. Bd. 30, № 4. S. 102—104.

Medeiros F. Morphometric variation in the house sparrow *Passer domesticus*: Select. Contrib. 21st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20—25 Aug., 1994. // J. Ornithol. 1994. Vol. 135, № 3. P. 55.

Merilä J. Genetic and quantitative trait variation in natural bird populations. // Acta univ. upsal. Compr. Summ. Uppsala Diss. Fac. Sci. and Technol. 1996. № 194. 28 p.

Michalak P. Genetyka ilościowa ptaków // Not. ornitol. 1992. Vol. 33, № 3—4. P. 285—302.

Moller A. P. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality // Anim. Behav. 1990. Vol. 40, № 6. P. 1185—1187.

Moller A. P. Developmental stability and ideal despotic distribution of blackbirds in a patchy environment // Oikos. 1995. Vol. 72, № 2. P. 228—234.

Moller A. P., Lope F. Differential costs of a secondary sexual character: An experimental test of the handicap principle // Evolution (USA). 1994. Vol. 48, № 5. P. 1676—1683.

Nager R. G., Zandt H. S. Variation in egg-size in great tits // Ardea. 1994. Vol. 82, № 2. P. 315—328.

Nieuwenhuyse D. van. Propositions pour la conservation de la Pie-grieche ecorcheur *Lanius collurio*: [Rapp.] 22 eme Colloq. francophone ornithol., Paris, 25—26 mars, 1995 // Alauda. 1996. Vol. 64, № 1. P. 45—55.

Nilsson J.-A., Svensson E. Causes and consequences of egg mass variation between and within blue tit clutches // J. Zool. 1993. Vol. 230, № 3. P. 468—481.

Noordwijk A. J. van., Balen J. H. van., Scharloo W. Heritability of ecologically important traits in the great tit // Ardea. 1980. Vol. 68, № 1—4. P. 193—203.

Ojanen M., Orell M., Vaisänen R. A. Role of heredity in egg-size variation in the Great Tit, *Parus major*, and the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Ornis scand. 1979. Vol. 10, № 1. P. 22—28.

Ojanen M., Orell M., Vaisänen R. A. Egg-size variation within passerine clutches: effects of ambient temperature and laying sequence // Ornis Fennica. 1981. Vol. 58. P. 93—108.

Olson E. C., Miller R. L. Morphological integration. Chicago: Univ. of. Chicago Press. 1958. 317 p.

Otto Ch. Environmental factors affecting egg-weight within and between colonies of fieldfare *Turdus pilaris* // Ornis scand. 1979. Vol. 10, № 1. P. 111—116.

Pehrsson O. Egg and clutch size in the mallard as related to food quality // Can. J. Zool. 1991. Vol. 69, № 1. P. 156—162.

Pikula J. Egg-size in relation to weight of egg-laying female *Turdus merula* and *Turdus philomelos* // Zool. listy. 1976. Vol. 25, № 1. C. 65—72.

Pikula J., Beklová M., Hanak V. Basic oological characteristics of syrmaticus reevesii *(Phasianidae)* // Acta Sc. Nat. Brno, 1989. № 23(5). 40 p.

Pikula J., Beklová M., Kubik V. The nidobiologi of *Falco tinnunculus* // Přirodověd. pr. Ústavu ČSAV Brné. 1984. Vol. 18, № 4. 60 p.

Rintamaki P. T., Ojanen M., Pakkala H., Tynjala M. Fluctuating asymmetry and autumn migration in Willow Warbler *Phylloscopus trochilus L.* // Ornis fenn. 1995. Vol. 72, № 4. P. 165—173.

Robertson G. J. Annual variation in common eider egg-size: Effects of temperature, clutch size, laying date, and laying sequence // Can. J. Zool. 1995. Vol. 73, № 9. P. 1579—1587.

Roughgarden J. Evolution of niche width // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 683—718.

Roughgarden J. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations // Amer. Natur. 1974. Vol. 108. P. 429—442.

Rutschke E. Vögel als Bioindikatoren // Falke. 1986. Bd. 33, № 5. S. 146—152.

Saemann D. Die Brutvogelfauna einer sächsischen Großstadt // Veröff. Mus. Naturkde. Karl-Marx-Stadt 5 (1970). S. 21—85.

Saether B.-E. Variation in reproductive traits in European passerines in relation to nesting site: allometric scaling to body weight or adaptive variation? // Oecologia. 1985. Vol. 68, № 1. P. 7—9.

Saetre G.-P., Král M., Bicík V. Geographic variation in plumage colour of male pied flycatchers: evidence for inter-specitic female mimicry // 4th Int. Behav. Ecol. Congr., Princeton, № J., 17—22 Aug., 1992: Abstr. Princeton (№ J.). 1992. P. 47.

Slagsvold T. The fieldfare *Turdus pilaris* as a key species in the forest bird community // Fauna norv. 1979. Vol. 2, № 2. P. 65—69.

Slagsvold T. Habitat selection in birds: on the presence of other bird species with special regard to *Turdus pilaris* // J. Anim. Ecol. 1980. Vol. 49, № 2. P. 523—536.

Slagsvold T., Lifjeld J. T. Plumage color is a condition-dependent sexual trait in male pied flycatchers // Evolution (USA). 1992. Vol. 46, № 3. P. 825—828.

Slagsvold T., Sandvik J., Rofstad G., Lorentsen Ö., Husby M. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds // Auk. 1984. Vol. 101, № 4. P. 685—697.

Smith H. G., Ohlsson T., Wettermark K. J. Genetic and enviromental effects on starling body size-and their interaction : Select. Contrib. 21st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20—25 Aug., 1994 // J. Ornithol. 1994. Vol. 135, № 3. P. 60.

Smith T. B. Comparative breeding biology of the two bill morphs of the Black-bellied Seedcracker // Auk. 1990. Vol. 107, № 1. P. 153—160.

Soler M. Colour and shape of the eggshells of the jackdaw, *Corvus monedula* // A. quantitative study. Gerfaut. 1988. Vol. 78, № 2—4. P. 383—396.

Stokland J. N., Amundsen T. Initial size hierarchy in broods of the shag: relative significance of egg-size and hatching asynchrony // Auk. 1988. Vol. 105, № 2. P. 308—315.

Stouffer Ph. C., Power H. W. Density effects on asynchronous hatching and brood reduction in European starlings // Auk. 1990. Vol. 107, № 2. P. 359—366.

Sutherland W. J. Asynchronous hatching in birds // Nature. 1989. Vol. 339, № 6225. P. 10.

Svensson L. Identification guide to european passerines. Stockholm.: Naturhistoriska Riksmuseet, 1975. 183 p.

Svensson S. Criteria for selektion of variables for environmental monitoring // The use of ecological variables in environmental monitoring. The National Swedish Environment Protection Board. Report PM 1151. 1979. P. 37—45.

Swaddle J. P., Cuthill I. C. Female zebra finches prefer males with symmetric chest plumage // Proc. Roy. Soc. London. B. 1994. Vol. 258, № 1353. P. 267—271.

Swaddle J. P., Witter M. S. Chest plumage, dominance and fluctuating asymmetry in female starlings // Proc. Roy. Soc. London. B. 1995. Vol. 260, № 1358. P. 219—223.

Temple S. A. What's behind long-term declines in some breeding bird populations? // Passenger Pigeon. 1988. Vol. 50, № 2. P. 133—138.

Terentjev P. V. Biometrische Untersuchungen über die morphologischen Merkmale von *Rana ridibunda Pallas* // Biometrika. 1931. Bd. 23, № 1—2. S. 23—51.

Thiede W. Gibt es flavistische amseln *(Turdus merula)*? // Ornithol. Mitt. 1987. Bd. 39, № 6. S. 143—145.

Tiainen J. Linnuston seuranta Suomessa // Luonnon tutkija. 1984. Vol. 88, № 4. P. 144—148.

Valen L. van. Morphological variation and width of the ecological niche // Amer. Natur. 1965. Vol. 94. P. 377—390.

Veiga J. P. A comparative study of reproductive adaptations in house and tree sparrows // Auk. 1990. Vol. 107, № 1. P. 45—59.

Walcott Ch. The birds: monitors of the environment // Perspect. Comput. 1987. Vol. 7, № 1. P. 67—74.

Weatherhead P. J., Clark R. G. Natural selection and sexual size dimorphism in red-winged blackbirds // Evolution (USA). 1994. Vol. 48, № 4. P. 1071—1079.

Weidinger K. Adult size, egg-size and chick growth of the cape petrel on Nelson Island: Select. Contrib. 21 st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20—25 Aug. 1994. J. Ornithol. 1994. Vol. 135, № 3. P. 14.

Wiggins D. A. Heritability of body size in cross-fostered tree swallow broods // Evolution (USA). 1989. Vol. 43, № 8. P. 1808—1811.

Williams T. D. Aggression, incubation behaviour and egg-loss in macaroni penguins, *Eudyptes chrysolophus*, at South Georgia // Oikos. 1989. Vol. 55, № 1. P. 19—22.

Williams T. D. Growth and survival in macaroni penguin, *Eudyptes chrysolophus*, A- and B-chicks: do female maximise investment in the large B-egg // Oikos. 1990. Vol. 59, № 3. P. 349—354.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1. КОРРЕЛЯЦИИ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КАК ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА 6

1. 1. Краткая история изучения корреляций 6
1. 2. Классификация корреляций 12
1. 3. Изменчивость и корреляции морфологических признаков птиц 15

Глава 2. РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ 23

2. 1. Район 23
2. 2. Материал и методика 25

Глава 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИИ ЭКСТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ 32

3. 1. Индивидуальная изменчивость экстерьерных признаков у различных видов 32
3. 2. Общая характеристика корреляций экстерьерных признаков 40
3. 3. Особенности корреляций признаков у различных видов 44
3. 4. Корреляция размеров клюва и стабилизация его величины 63
3. 5. Возрастные различия 70
3. 6. Половые различия 80
3. 7. Особенности изменчивости и корреляции признаков в урбанизированной среде 99
3. 8. Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур 113

Глава 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИИ ООМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ 125

4. 1. Внутрикладковый и межкладковый компоненты изменчивости 125
4. 2. Индивидуальная изменчивость признаков 126
   4. 2. 1. Размеры и форма яиц 128
   4. 2. 2. Окраска яиц 132
4. 3. Внутривидовая изменчивость абсолютных значений признаков 146
   4. 3. 1. Хронографическая изменчивость 146
   4. 3. 2. Биотопическая изменчивость 152
4. 4. Внутрикладковая изменчивость 157
4. 5. Корреляции ооморфологических признаков 173

4. 5. 1. Корреляция внутрикладковая, межкладковая и общая ... 173
4. 5. 2. Структура и уровень взаимосвязей признаков у различных видов ... 174
4. 6. Корреляция экстерьерных и ооморфологических признаков ... 182
Глава 5. КОРРЕЛЯЦИИ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК УСЛОВИЕ И РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ ... 187
5. 1. Роль онтогенетических корреляций в эволюции ... 187
5. 2. Адаптивное значение корреляций и изменчивости морфологических признаков птиц ... 189
5. 3. Анализ действия естественного отбора по коррелирующим признакам ... 193
Глава 6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПТИЦ В БИОМОНИТОРИНГЕ ... 202
6. 1. Концепция, структура и организация экологического мониторинга ... 202
6. 2. Биологический мониторинг ... 204
6. 2. 1. Орнитологический мониторинг ... 207
6. 3. Морфологические методы оценки состояния популяций птиц ... 210
Заключение ... 218
Список литературы ... 221

Научное издание

Венгеров Петр Дмитриевич

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ И КОРРЕЛЯЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ПТИЦ

Редактор В. А. Муконина
Художественный редактор Л. А. Клочков
Электронная верстка С. Н. Володиной
Корректоры Н. Н. Масленникова, Г. И. Старухина

ИБ 2618
ЛР 040088 от 24.03.97. Подп. в печ. 25.04.2001. Форм. бум. 60 × 90/16.
Бумага офсетная № 1. Офсетная печать. Усл. п. л. 15,5.
Уч.-изд. л. 14,3. Тираж 500. Заказ № 3114.

Издательство Воронежского государственного университета
394000 Воронеж, ул. Ф. Энгельса, 8
Издательско-полиграфическая фирма "Воронеж"
394000 Воронеж, пр. Революции, 39